

390.343
36502
Smith
18

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

BEGRÜNDET VON J. W. SPENGEL
HERAUSGEGEBEN VON PROF. DR. S. BECHER IN GIESSEN

BAND 39

MIT 144 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1923

M

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 14. Januar 1922.)

	Seite
ERHARD, H., Kritik von J. LOEB's Tropismenlehre auf Grund fremder und eigener Versuche. Mit 19 Abbildungen im Text . . .	1
ERHARD, H., Zur Kenntnis des Lichtsinnes einiger niederer Krebse	65
TITSCHACK, ERICH, Die sekundären Geschlechtsmerkmale von <i>Gasterosteus aculeatus</i> L. Mit 25 Abbildungen im Text und Tafel 1	83

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 26. April 1922.)

STOLTE, HANS-ADAM, Experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden. Mit 17 Abbildungen im Text und Tafel 2	149
GOFFERJE, MARGARETE, Über den Einfluß verschiedener Salze auf die Entwicklungsdauer von <i>Culex pipiens</i> L. und auf das Verhalten der <i>Culex</i> -Larven während der Submersion. Mit 46 Abbildungen im Text	195

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 23. Januar 1923.)

WILLE, JOHANNES, Biologische und physiologische Beobachtungen und Versuche an der Käsefliegenlarve (<i>Piophilæ casei</i> L.). Mit 4 Abbildungen im Text	301
LEHMANN, CONRAD, Untersuchungen über die Sinnesorgane der Medusen. Mit 18 Abbildungen im Text	321

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 30. Juli 1923.)

	Seite
TIRALA, LOTHAR GOTTLIEB, Die Form als Reiz. Experimentaluntersuchung an Libellen und an Vögeln (Wellensittichen und Kanarienvögeln) nebst einer Betrachtung über das Verhältnis von Mechanismus, Biologie und Tierpsychologie	395
DEMOLL, R., Der Inzuchtschaden, sein Wesen und seine Beseitigung. Mit 2 Abbildungen im Text	443
KREISEL, CHRISTA, Untersuchungen über den Einfluß von Sauerstoff, Kohlensäure und Neutralsalzen auf Culicidenlarven und -puppen. Ein Beitrag zur Atmungsphysiologie der Insekten. Mit 11 Abbildungen im Text	459
WEISS, SIMON, Untersuchungen über die Lunge und die Atmung der Spinnen. Mit 2 Abbildungen im Text	535

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Kritik von J. LOEB's Tropismenlehre auf Grund fremder und eigener Versuche.

Von

H. Erhard.

(Zoologisches Institut Gießen.)

Mit 19 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
1. Einleitung	2
2. Ist der Tropismus zwangsläufig?	5
3. Ist der pflanzliche und tierische Heliotropismus identisch?	6
4. Gibt es eine Sensitivierung gegen heliotropische Lichtwirkung und Umkehr des Heliotropismus durch ein anderes Reizmittel	21
5. Verläuft der Heliotropismus der niederen Krebse maschinenmäßig oder instinktiv?	27
6. Erklärung einer unzuweckmäßigen Reaktion	29
7. Gibt es außer Heliotropismus einen besonderen zwangsmäßigen Orientierungssinn zum Licht oder eine besondere Unterschieds- empfindlichkeit?	33
8. Ist die Größe der beleuchteten Fläche von Einfluß auf den Tropismus?	37
9. Gibt es eine tropistische Reaktion nach dem Parallelogramm der Kräfte?	38
10. Schlußfolgerung aus 9. WUNDT und PAULSEN's Vorstellung des Lebendigen	40



11. Mechanik des Heliotropismus nach LOEB	42
12. Eigene Versuche an Planarien. Schlußfolgerung	44
13. Wechselwirkung der Sinnesorgane. Korrektur bei Ausfall eines Sinnes durch einen anderen Sinn, durch Instinkt- und Willens- handlungen	49
14. Der Galvanotropismus als zwangsmäßige Reaktion	52
15. Zusammenfassung und Schluß	62

Dogmatische Negation ist nicht geringere
Vermessenheit als positiver Dogmatismus.
PAULSEN.

1. Einleitung.

LOEB¹⁾ (a. a. O., p. 451—453) sagt bei seiner Begriffsbestimmung des Wortes „Tropismus“, „daß dieselben Gruppen von Handlungen (z. B. das Aufsuchen und Aufnehmen von Nahrung) bei niederen Tieren, bei denen die Kriterien für Bewußtsein versagen, als reine Instinktreaktionen bezeichnet werden, während beim Menschen dieselben Handlungen zwar auch instinktiv sind, aber als Willenshandlungen bezeichnet werden, weil der Erfolg oder das Ziel der Handlung dem Menschen meist bekannt ist, bevor oder während die Handlung abläuft. . . . Die Instinkthandlungen sind zwangsmäßige Handlungen, und es ist die Aufgabe der Wissenschaft, die Natur, d. h. den Mechanismus des Zwanges aufzuklären; wie ja auch das Fallen des Steines zwangsmäßig ist und die Physik noch immer vor die Aufgabe gestellt ist, den Mechanismus der Schwerkraft aufzuklären. . . . Unter den Tropismen der Tiere verstehen wir die zwangsmäßige Orientierung gegen resp. die zwangsmäßige Progressivbewegung zu oder von einer Energiemenge. Man kann sich im Anschluß an FARADAY'S Idee der Kraftlinien vorstellen, daß der Raum mit Kraftlinien durchzogen sei, und daß diese Kraftlinien an den Organismen angreifen und sie unter gewissen Bedingungen zwingen, sich in die Richtung der Kraftlinien einzustellen oder in der Richtung derselben zu bewegen. Das scheinbar Willkürliche oder Planlose der tierischen Bewegungen weicht dann einer scheinbaren Fortbewegung der Tiere mittels unsichtbarer Fäden, nämlich der den Raum erfüllenden Kraftlinien. Wer die

1) LOEB, J., Die Tropismen, in: WINTERSTEIN'S Handb. vergleich. Physiol., Vol. 4, Jena 1913.

belebte und unbelebte Natur als ein ununterbrochenes Ganzes ansieht, wird sich durch eine solche Vorstellung befriedigt fühlen. Ich habe aber gefunden, daß diejenigen, welche an einen „freien“ Willen oder an eine kapriziöse „Tierseele“ glauben, oder welche nicht gewöhnt sind, sich den Raum als mit Kräften erfüllt vorzustellen, sich über solche Ideen sehr ereifern. Trotzdem möchte ich an dieser Ansicht festhalten. Wenn ein Tier sich in einem Kraftfelde befindet, so erleiden die chemischen Prozesse an der Oberfläche oder im Körper, wo das Tier von den Kraftlinien getroffen wird, Änderungen der Reaktionsgeschwindigkeit. Die Änderungen dieser Reaktionsgeschwindigkeiten führen zwangsmäßig die Orientierungsvorgänge resp. Progressivbewegungen in bestimmten Richtungen und in bestimmtem Sinne im Kraftfelde herbei, welche wir als Tropismen bezeichnen. Wir sprechen von Heliotropismus oder Phototropismus, wenn die Orientierungserscheinungen unter dem Einflusse eines Lichtfeldes ablaufen, von Geotropismus, wenn es sich um das Gravitationsfeld handelt, von Galvanotropismus, wenn es sich um ein galvanisches Feld handelt, und von Chemotropismus, wenn es sich um ein Diffusionsfeld chemischer Stoffe handelt Die Zwangsmäßigkeit der Bewegungen zu oder von dem Diffusionszentrum der Energie in einem Felde oder die Zwangsmäßigkeit der Orientierung eines Organismus gegen dieses Diffusionszentrum ist also das Kriterium des Tropismus. Unter der Zwangsmäßigkeit aber verstehen wir die Tatsache, daß alle Individuen einer Tierart (reinen Rasse) — wenn sie sonst in allen Stücken gleich sind — sich alle in gleicher Richtung orientieren oder bewegen, und daß, wo Ausnahmen vorkommen, es gelingt, die Ursache hierfür anzugeben. So findet man oft, daß junge Daphnien eines Schwarmes im Aquarium sich nicht gleichmäßig verhalten; einige gehen zum Licht, andere sind indifferent. Fügt man aber etwas Kohlensäure zu, so gehen alle zum Licht. Die zwangsmäßige Orientierung gegen das Licht besteht also bei allen Individuen; aber unter gewöhnlichen Umständen ist die Lichtempfindlichkeit bei einzelnen Individuen nicht hoch genug, um die Reaktion zum Ausdruck zu bringen.“

Die Anschauung, daß die niederen Tiere zum Unterschied von Menschen lediglich wie automatische Maschinen sich verhalten, ist nicht etwa, wie LOEB (a. a. O., p. 453) sagt, von ihm zuerst vom Jahre 1888 an entwickelt worden. Um nur zwei Namen zu nennen: ARISTOTELES sagt bereits, den niederen Tieren komme lediglich

Kraft- und Stoffwechsel zu, die höheren Tiere und der Mensch besäßen außerdem die „intelligente Seele“, der Mensch allein besitzt Vernunft.¹⁾

DESCARTES hat schon vor 300 Jahren, worauf HESS²⁾ aufmerksam macht (a. a. O., p. 95), genau die gleiche Ansicht wie LOEB vertreten, nur daß er, der Anschauung der damaligen Zeit entsprechend, nicht nur die niederen Tiere als reine Reflexautomaten anspricht. So versteigt sich DESCARTES zu dem Satz: „Wenn es derartige Mechanismen gäbe, die in ihrer äußeren Gestaltung und in allen Organen einem Affen oder irgendeinem anderen vernunftlosen Tiere durchaus ähnlich wären, so vermöchten wir zwischen ihnen und jenen Tieren in keiner Weise einen wesentlichen Unterschied festzustellen.“ Die Maschinentheorie des Lebens — und die Tropismenlehre ist ja nichts anderes — ist also nicht neu, sie ist während der zweiten Hälfte des 17. Jahrhundert durch die Schriften eines STENO, BORELLI, CLAUDE PERRAULT und der übrigen „Iatromechaniker“ sogar die vorherrschende gewesen.¹⁾

Wenn LOEB glaubt, daß sich über solche Ideen diejenigen ereifern, die „nicht gewöhnt sind, sich den Raum als mit Kräften erfüllt vorzustellen“, so kämpft er damit einen Kampf gegen Windmühlen. Es ist ja selbstverständlich, daß es keinen Naturforscher gibt, der so absurd wäre, sich der Tatsache, daß der Raum mit Kräften erfüllt ist, nicht allüberall zu erinnern. Was aber die Philosophen betrifft, so hat gerade der über die Maschinentheorie des Lebens sich besonders ereifernde PAULSEN³⁾ die Macht der den Raum erfüllenden Kräfte voll erkannt und die Betrachtung darüber zum Ausgangspunkt seiner Gedanken über das kosmologisch-theologische Problem genommen (a. a. O., p. 163 ff.).

Was endlich die philosophischen Probleme des Monismus, des freien Willens und der Tierseele betrifft, so wollen wir als Naturforscher nicht als gläubige Schüler einer vorweggenommenen philosophischen, religiösen oder sonstigen Doktrin an diese Probleme herantreten. Wir werden versuchen, erst nach der vorurteilslosen

1) Vgl. BURCKHABDT, R., Geschichte der Zoologie, 2. Aufl., herausgeg. von H. ERHARD, Leipzig 1921.

2) HESS, C., Über Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 177, p. 57 ff., 1919.

3) PAULSEN, F., Einleitung in die Philosophie, 29. u. 30. Aufl., Stuttgart 1919.

Betrachtung der Natur und auf Grund der wahrgenommenen Tatsachen unsere Vorstellung zu bilden, getreu denjenigen Leitgedanken, die etwa DAVID FRIEDRICH STRAUSS¹⁾ für den Historiker entwickelt hat.

2. Ist der Tropismus zwangsläufig?

Daß das Verhalten der niederen Tiere nicht immer zwangsläufig wie das Fallen eines Steines verläuft, dafür hat besonders JENNINGS²⁾ zahlreiche Beispiele erbracht. Schon die Protozoen handeln nach einem von L. MORGAN geprägten Ausdruck nach der „Versuchs- und Irrtumsmethode“ und sie „lernen“ durch Übung. So erlernen u. a. Paramäcien nach SMITH³⁾ in einer Capillare die Zeit ihrer Umdrehung von fünf Minuten auf eine Sekunde vermindern.

Um mich selbst davon zu überzeugen, daß schon niedere Organismen durchaus nicht immer zwangsläufig handeln, habe ich die bekannten Planarienversuche von PEARL⁴⁾ wiederholt. Das Ergebnis seiner Versuche über Thigmotaxis sowie seiner Durchschneidungsexperimente konnte ich in allen wesentlichen Punkten an den von mir untersuchten Planarien *Planaria gonocephala*, *Polycelis nigra* und *Planaria alpina* bestätigen, worüber ich noch näher an anderer Stelle berichten werde. Hier nur soviel, daß eine Planarie, deren Kopf von der Seite her mit einer Nadel gereizt wird, diesen zwar zuerst immer wieder abwendet, schließlich aber „nach vergeblichen Bemühungen, einem unangenehmen Reiz durch seine gewöhnliche Reaktion zu entgehen, endlich einen verzweifelten Sprung nach der entgegengesetzten Richtung versucht“ (PEARL).⁵⁾ Man mag sich über die Begriffe Zweckmäßig, Zielstrebig, Bewußt, Un- und Unterbewußt streiten — zwangsläufig wie das Fallen eines Steines ist eine solche Reaktion sicherlich nicht. Somit ist also erwiesen,

1) STRAUSS, Das Leben Jesu, Volksausg., 1. Teil, Vorrede und Einleitung.

2) JENNINGS, H. S., Das Verhalten der niederen Organismen, übersetzt von E. MANGOLD, Leipzig 1910.

3) SMITH, ST., The limits of educability in Paramaecium, in: Journ. comp. neurol. psychol., Vol. 18, 1908.

4) PEARL, R., The movements and reactions of fresh-water planarians, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 46, 1903.

5) Übersetzt von KAFKA, G., Einführung in die Tierpsychologie, Vol. 1, p. 81, Leipzig 1914.

daß die Tropismenlehre in der Form und in der Verallgemeinerung, wie sie LOEB vorträgt, hier nicht aufrecht zu halten ist.

Es soll damit nicht geleugnet werden, daß es auch rein zwangsläufige Reaktionen wie die Muskelzuckung auf den elektrischen Strom gibt. LOEB hat auch recht, wenn er sagt, daß Abweichungen von der Regel nichts zu sagen hätten, wenn man sie etwa wie die Abweichung eines fallenden Stückes Eisen, auf das ein Magnet einwirkt, erklären könne. Nur sein Vergleich der Daphnien ist falsch. Alle von mir in frischem Zustand untersuchten Cladoceren, *Bosmina*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia pulex*, *Ceriodaphnia reticulosa*, erwiesen sich gleich den zahlreichen von HESS¹⁾ untersuchten Arten als positiv phototropisch. Bei frischen Tieren gingen nicht nur „einige zum Licht“, während „andere indifferent“ waren. Das letztere trat erst ein, wenn die Tiere nicht mehr frisch waren. Bei allen Cladoceren besteht, wie HESS¹⁾ (a. a. O., p. 630 ff.) zuerst festgestellt hat, die Erhellungsreaktion in einem Schwimmen zum Licht und einem Steigen im Gefäß, während die Tiere bei Verdunklung zu Boden sinken. Man findet also diese Cladoceren stets an der hellsten Stelle des Gefäßes oberflächlich schwimmen. Sobald das Wasser aber abgestanden ist und sich infolge der Ausscheidung der Tiere mit Stoffen, die für sie giftig wirken, angereichert hat, verhalten sich tatsächlich zahlreiche Tiere „indifferent“, schließlich geht die Kultur, wenn in ihr nicht sauerstoffspendende Pflanzen enthalten sind, zugrunde.

3. Ist der pflanzliche und tierische Heliotropismus identisch?

LOEB (a. a. O., p. 454) geht in seiner Auffassung der Einheit des organischen Geschehens so weit, daß er an eine „Identität der heliotropischen Erscheinungen bei Pflanzen und Tieren“ glaubt. Er bestreitet außerdem, daß Wachstumsvorgänge in den Pflanzen die phototropischen Erscheinungen hervorrufen und will dafür nur Änderungen des Turgors gelten lassen.

Um auf diese zweite Behauptung zuerst einzugehen, so ersehen wir aus der schönen Zusammenfassung von JOST²⁾ (a. a. O., p. 612

1) HESS, C., Gesichtssinn, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, Jena 1913. Außerdem zahlreiche Arbeiten von HESS, die besonders in PFLÜGER's Archiv veröffentlicht sind.

2) JOST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., Jena 1913.

bis 634), daß die moderne Botanik die phototropische Krümmung in erster Linie auf ungleichseitiges Wachstum der Gegenseiten zurückführt. In zweiter Linie kann diese Krümmung durch Turgorschwankungen veranlaßt werden.¹⁾ Bei Torsionen handelt es sich fast stets um Wachstumsänderungen und nur in vereinzelten Fällen — z. B. bei Gegenwart besonderer Gelenke — um Turgorschwankungen. Das Licht ist ferner nicht nur imstande eine physikalische und „biologische“, sondern auch eine chemische Änderung in der Pflanze hervorzurufen, welche den Phototropismus bedingt. Die Reaktion hängt endlich auch ab vom Alter und der „Stimmung“, der Adaptation der Pflanze.

In der Botanik unterscheidet man den Phototropismus der festgewachsenen Pflanzen von der Phototaxis der freibeweglichen Pflanzen und Chloroplasten. Für unsere Betrachtungsweise ist wichtig, daß sich, was das Verhalten der freibeweglichen Protophyten betrifft, die Botaniker der Auffassung von JENNINGS anschließen. JENNINGS¹⁾ (a. a. O., p. 206—216) sagt, *Euglena* und andere Protophyten würden sich nach der „Versuchs- und Irrtumsmethode“ benehmen.

Wir sehen aus diesen wenigen Andeutungen, wie gering die Übereinstimmung, was die Deutung des pflanzlichen Phototropismus und der pflanzlichen Phototaxis betrifft, zwischen LOEB und den Fachbotanikern ist.

Um die Anschauung von LOEB zu prüfen, habe ich ein Protophyton, nämlich *Volvox*-Kolonien untersucht. Mit *Volvox* haben schon früher OLTMANNS²⁾, MAST³⁾ und BUDER⁴⁾ Lichtsinnesversuche

1) Vgl. dazu auch KENKEL, J., Über den Einfluß der Wasserinjektion auf Geotropismus und Heliotropismus, Inaug.-Dissert. Münster, Borna-Leipzig 1913.

2) OLTMANNS, F., Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen, in: Flora, Vol. 75, p. 183 ff., 1892.

3) MAST, S. O., Light reactions in *Volvox*, in: Journ. comp. Neurol. Psychol., Vol. 17, p. 99 ff., 1907.

4) BUDER, J., Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 58, p. 105 ff., 1917. Die interessante Arbeit BUDER's gelangte erst nach Abschluß dieser Arbeit in meine Hände. Seine Auffassung weicht zwar in einigen Punkten von der hier entwickelten ab. Dazu gehört z. B. die Angabe, daß es gelingt mittels konvergenter, im Gefäß auf der Gegenseite des Lichteinfalls gesammelter Strahlen negativ phototropische *Volvox* Kolonien dadurch an der hellsten Stelle zu sammeln, daß diese von der Lichtquelle fortschwimmen und so in immer hellere

angestellt. Es ergibt sich, daß *Volvox aureus* bei nicht allzustarkem Licht positiv phototaktisch, bei grellem Sonnenlicht dagegen negativ phototaktisch ist, was schon die eben genannten Forscher gefunden haben. Nach MAST beginnt die negative Reaktion von 56 Meterkerzen an. OLTMANN (a. a. O., p. 187) konnte dabei außerdem die interessante Feststellung machen, daß die Lichtstimmung der geschlechtlichen und der ungeschlechtlichen Individuen eine verschiedene ist.

Die Richtung des einfallenden Lichtes spielte bei meinen Versuchen keine Rolle, nur die Stärke des Lichtes, wenn gleichzeitig zwei Lichtquellen einwirkten. Wenn ich in der später (S. 35) angegebenen Weise die Seite des einfallenden Lichtes (Fensterseite) beschattete, die Gegenseite dagegen heller erleuchtet sein ließ, so bewegten sich die Kolonien ins Helle, vorausgesetzt, daß dieses

Orte kommen (a. a. O., p. 135—136). Ferner gibt BUDER an, daß bei zwei sich rechtwinklig kreuzenden gleichstarken Lichtbüscheln Protophyten sich in die Winkelhalbierung einstellen. Es war mir nicht möglich, mit dem von BUDER angewandten sehr komplizierten und kostspieligen Verfahren (a. a. O., p. 113—123) die eigenen Ergebnisse noch nachzuprüfen. Jedenfalls geht auch aus der Arbeit von BUDER hervor, daß die Anschauungen LOEB's über den pflanzlichen Phototropismus in den wichtigsten Punkten unrichtig sind. So behauptet z. B. LOEB, daß für die phototropische Einstellung von Pflanzen wesentlich sei, daß das Licht symmetrische Punkte des Körpers unter gleichem Winkel treffen müsse. BUDER dagegen zeigt (a. a. O., p. 185), daß „für die Einstellung vielmehr nicht der ‚Winkel‘, d. h. also die Lichtrichtung allein maßgebend sei, sondern die Lichtmenge, die aber ebensosehr eine Funktion der Richtung als der Intensität der wirksamen Büschel sei.“ Er verwirft die mechanistische Erklärung der Tropismen, wie sie LOEB gibt, und erkennt die Verdienste der Lehre vom „Versuch und Irrtum“ von JENNINGS an, wenngleich er eine Allgültigkeit der letzteren ablehnt (a. a. O., p. 207 ff.). Einem Vorgang von PFEFFER folgend, unterscheidet BUDER zwischen Phobotaxis und Topotaxis der Pflanzen (a. a. O., p. 105—106). „Bei einer rein phobotaktischen Orientierung . . . vermögen die Organismen nur bestimmte Reaktionen auf plötzliche Änderungen der Helligkeit auszuführen, haben aber nicht die Fähigkeit, sich in die Richtung der Lichtstrahlen einzustellen und auf die Lichtquelle zu- oder von ihr wegzuschwimmen. Im Gegensatz dazu steht die Fähigkeit anderer Organismen, sich in die ‚Richtung der Lichtstrahlen‘ einzustellen und nun je nachdem, ob bei der herrschenden Beleuchtungsstärke die betreffenden Schwärmer ‚positiv‘ oder ‚negativ‘ reagieren, zur Lichtquelle hin- oder von ihr fortzuschwimmen (Topotaxis).“ Daß zahlreiche phototropische Reaktionen bei Pflanzen anders als bei Tieren verlaufen, dafür bringt auch die Arbeit von BUDER Belege.

nicht aus grellem Sonnenlicht bestand. STRASBURGER¹⁾, DAVENPORT und CANNON²⁾ glauben dagegen auf Grund von Versuchen an Schwärmsporen, daß es bei Pflanzen außer einer Phototropie, welche freibewegliche positiv phototropische Pflanzen zum hellsten Licht führt, auch eine Photometrie gibt, die die Pflanzen in der Richtung auf die Lichtquelle zutreibt, selbst wenn die Pflanzen dabei in Gegenden geringerer Helligkeit geraten. Es wurde von diesen Forschern ein flaches Untersuchungsgefäß schräg von oben von einer Seite aus mit einer Lampe beleuchtet. Auf diesem Gefäß

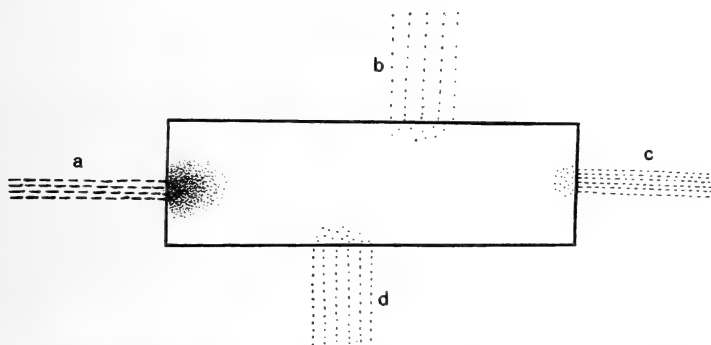


Fig. A. Gefäß mit *Volvox* von verschiedenen Seiten *a*, *b*, *c*, *d* beleuchtet. Je intensiver das Licht, desto dunkler gestrichelt ist es gezeichnet. Die meisten Kolonien gehen zum hellsten Lichte, obwohl dessen Strahl am schmalsten ist.

lag ein prismatisches, mit einer Tuschelösung gefülltes Gefäß so, daß die dickere dunklere Seite des Prismas der Lichtquelle zunächst lag. Die Schwärmsporen sollen sich nun nicht in der hellsten Seite des Untersuchungsgefäßes unter der dünnen Prismaschicht, also am weitesten entfernt von der Lampe, angesammelt haben, sondern unter der dicken Prismaschicht, der Lichtquelle zunächst. Ob thermische Einwirkung, „falsches Licht“ oder ein sonstiger Faktor dieses Resultat hervorgerufen haben, läßt sich nicht entscheiden.

Die Größe der beleuchteten Fläche ist nach meinen

1) STRASBURGER, E., Die Wirkung des Lichtes und der Wärme auf die Schwärmsporen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 12 (N. F., Vol. 5), p. 451 ff., 1878.

2) Vgl. KAFKA, G., Einführung in die Tierpsychologie, Vol. 1, Die Sinne der Wirbellosen, p. 339—340, Leipzig 1914. — NIENBURG, W., Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen, in: Ztschr. Bot., Vol. 8, p. 161 ff., 1916.

Beobachtungen von keinem Einfluß auf die *Volvox*-Bewegungen, sondern nur die Intensität des Lichtes. Wenn ich grelles Sonnenlicht vermied und das planparallele Untersuchungsgefäß allseitig mit Tüchern und schwarzem Papier zudeckte, in das verschieden große Fenster geschnitten waren, so sammelte sich die Mehrzahl der Individuen am hellbeleuchteten Fenster an, selbst wenn dieses kleiner war als die übrigen Fenster (Fig. A).

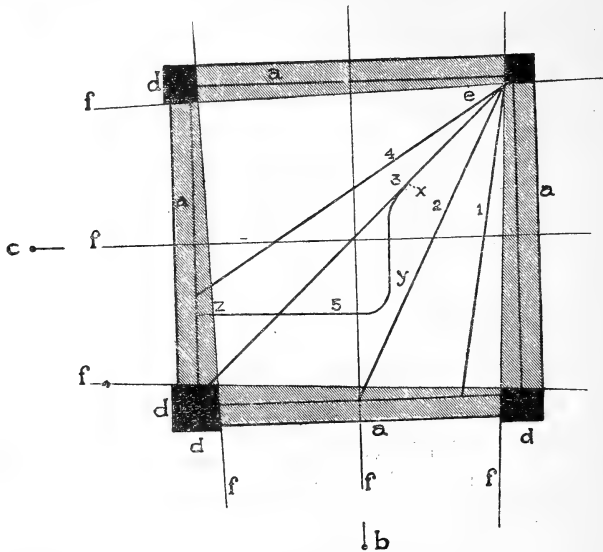


Fig. B. Orientierung einer von zwei Seiten beleuchteten *Volvox*-Kolonie. a Glas-aquarium. b Nernstlampe mit 222 Volt (in einer konstanten Entfernung von 66 cm). c Glühlampe mit 110 Volt (in variabler Entfernung). d Schirm. e Ausgangspunkt der Kolonie. f Richtung der Lichtstrahlen. 1, 2, 3, 4 Lokomotionsrichtungen der Kolonie: 1 mit Lampe c in einer Entfernung von 199 cm. 2 mit Lampe c in einer Entfernung von 99 cm. 3 mit Lampe c in einer Entfernung von 49 cm. 4 mit Lampe c in einer Entfernung von 24 cm vom Aquarium. xy bei Beleuchtung durch Lampe b allein. yz bei Beleuchtung durch Lampe c allein. (Nach MAST aus KAFKA.)

MAST hat ein Gefäß mit Kolonien von *Volvox globator* von verschiedenen Seiten verschieden stark belichtet. Waren die Organismen in einer Ecke bei Ausgang des Versuches angesammelt, so bewegen sie sich in der Resultante beider Einwirkungen vorwärts (Fig. B). Man ist versucht, daraus den Schluß zu ziehen, *Volvox* verhielte sich dabei ebenso wie nach BOHN angeblich *Littorina* (S. 38) nach dem Parallelogramm der Kräfte. Betrachtet man aber die Versuchsanordnung von MAST genauer, so wird man gewahr, daß bei einer Belichtung von b und von c aus im Innern des Gefäßes lediglich

eine ganz allmählich ineinander übergehende Abstufung von Hellerem und Dunklerem eintritt. Je nach der Entfernung der beiden Reizlichter und je nach der Stelle des Gefäßes ist der eine Ort etwas heller, der andere etwas dunkler, während bei BOHN Hell und Dunkel scharf getrennt sind. Rechnet man nun nach dem Gesetz, daß die Helligkeit im Quadrat der Entfernung abnimmt, nach, wo bei einer konstanten Entfernung der Lampe *b* von 220 Volt und einer Entfernung der 110 Volt Lampe *c* von 119 cm, 99 cm, 49 cm und 24 cm jeweils die hellste Stelle im Gefäß sein muß, und verbindet man den erhaltenen Punkt mit *e*, so erhält man etwa die Linien 1, 2, 3, 4. Der Versuch beweist also nur, daß die *Volvox*-Kolonien die einzige hellste Stelle, die im Gefäß überhaupt vorhanden ist, aufsuchen. Es ist dabei natürlich ganz gleichgültig, ob

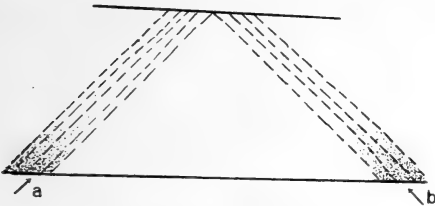


Fig. C. Gefäß mit *Volvox* mit zwei sich berührenden gleichstarken einfallenden Lichtstrahlen *a* und *b*. Gleichviel Organismen schwimmen beiden Lichtstrahlen entgegen.

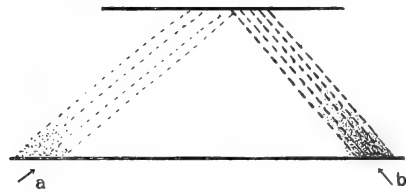


Fig. D. Ebenso, doch Strahl *b* stärker als *a*. Mehr *Volvox* in *b*. In Fig. C u. D keine Organismen im „Parallelogramm der Kräfte“.

diese eine Stelle durch eine oder zwei oder mehrere Lichtquellen erzeugt wird. Daß bei plötzlicher Ausschaltung der Lichtquelle *c* die in *x* angelangten *Volvox* direkt auf die Lichtquelle *c*, also von *x* nach *y* gehen, ist ebenso selbstverständlich, wie, daß sie bei Verdunkelung von *b* und Erhellung von *c* und *y* nach *z* schwimmen.

Sollte der Beweis geführt werden, daß sich diese Organismen nach dem Parallelogramm der Kräfte bei beiderseitiger Lichtreizung bewegen, so müßte man den Versuch so anstellen, daß man zwei sich nicht überdeckende, also nicht zu einem einheitlichen Lichtband verschmelzende Lichtstrahlen in das Gefäß eindringen läßt. Ich habe, um dies zu prüfen, das Untersuchungsgefäß allseitig zugedeckt und nur durch kleine Ausschnitte von zwei verschiedenen Seiten das Licht so einfallen lassen, daß die Lichtstrahlen nur an derjenigen Stelle, an der die *Volvox*-Kolonien bei Beginn des Versuches angesammelt worden waren, sich eben noch berührten (Fig. C und D). *Volvox* hatte also die Wahl, entweder dem einen oder dem

anderen Lichtstrahl zu folgen oder „nach dem Parallelogramm der Kräfte“ in den dunklen Kegel zwischen den beiden Reizlichtern zu schwimmen. Immer suchten die Kolonien — vorausgesetzt natürlich, daß das eine Licht nicht ihr Optimum überschritt — das hellere Licht auf oder verteilten sich bei gleich starker Beleuchtung gleichmäßig auf beide Lichter. Nie schwammen sie, wie man in Analogie mit dem angeblichen Ergebnis von BOHN hätte erwarten müssen, nach dem Parallelogramm der Kräfte ins Dunkle.

Wenn sich zwei eindringende Lichtbündel an einer Stelle überdeckten, so schwamm *Volvox* in die betreffende Stelle, deren Helligkeit ja der Summe beider Lichter entsprach, falls schwaches Licht angewandt wurde (Fig. E). Die hellste Stelle näherte sich in diesem

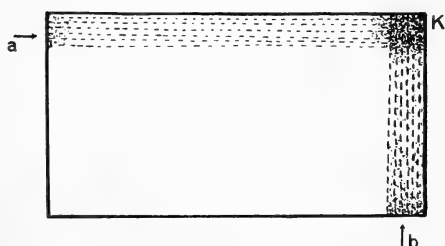


Fig. E. Gefäß mit *Volvox*. Strahl *a* und *b*, die beide nicht sehr hell sind, überkreuzen sich in *K*. Die meisten Organismen in der hellsten Stelle *K*.

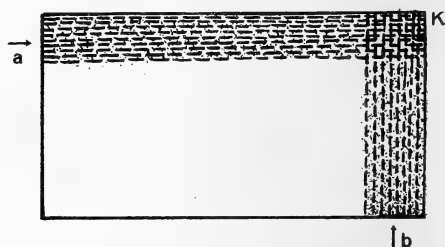


Fig. F. Die Strahlen *a* und *b* sind so hell, daß die Stelle *K* das Optimum an Licht für *Volvox* übersteigt. Die Mehrzahl in *a* und *b* verteilt.

Fall am meisten ihrem Lichtoptimum. Waren die beiden Reizlichter dagegen so stark, daß das Lichtoptimum von *Volvox* geringer war als die Überkreuzungsstelle der Strahlen, so wurde diese gemieden, und *Volvox* verteilte sich dann auf die beiden Lichtkegel (Fig. F).

Auf den Gedanken, der tierische Phototropismus sei mit dem pflanzlichen Phototropismus identisch, ist LOEB dadurch gekommen, daß SACHS gefunden hatte, chlorophyllhaltige Pflanzen würden sich hinter roten Gläsern nur wenig, hinter blauen Gläsern dagegen stark zum Lichte neigen. Da nun von zahlreichen Autoren angegeben worden ist, positiv phototropische Tiere seien „rotscheu“ und „blauliebend“, selbst wenn das Rot vergleichsweise heller wie das Blau sei, so schloß LOEB daraus auf ein identisches Verhalten.

Die genauesten Untersuchungen über die Helligkeitswerte der spektralen Farben für Pflanzen sind früher von

BLAAUW¹⁾ angestellt worden. BLAAUW übertrug sie nach dem Vorgang von HERING auf ein Ordinatensystem (Fig. G). Wir ersehen daraus, daß für eine chlorophyllfreie Pflanze, einen Pilz, *Phycomyces*, die Strahlen von 600—550 $\mu\mu$, also rote, orange und gelbe Strahlen, fast keinen Helligkeitswert besitzen. Dann steigt die Helligkeitskurve rasch, um in einem Blaugrün von 495 $\mu\mu$ bereits ihre höchste Höhe zu erhalten. Der Abfall im Blau und Violett erfolgt allmählich. Von höheren Pflanzen untersuchte BLAAUW *Avena*. Hier üben Lichter bis zu 500 $\mu\mu$ Wellenlänge herab, also Rot, Orange, Gelb und Gelbgrün sogut wie keinen Reiz aus; dann steigt die Helligkeitskurve ungemein steil an und erreicht schon bei 467 $\mu\mu$, also im Indigoblau, ihre höchste Höhe. Der Abfall im Violett und Ultraviolett erfolgt so langsam, daß z. B. Licht von einer Wellenlänge von 360 $\mu\mu$, Ultraviolett, noch einen ebensogroßen Reiz ausübt wie Blau von 490 $\mu\mu$. Für unsere Betrachtung von Wichtigkeit sind folgende zwei sich daraus ergebenden Tatsachen: 1. Für chlorophyllfreie wie chlorophyllhaltige Pflanzen liegt die größte Helligkeit im kurzwelligen Teil des Spektrums, im Blau. 2. Für die chlorophyllhaltigen Pflanzen hat auch das Ultraviolett einen hohen Reizwert.

HESS²⁾ konnte an den Keimlingen von Senf, Kresse, Kohl und Hafer genaue messende Untersuchungen über den Reizwert der Farben mittels Farbfiltern und homogenen Farben anstellen. Es wurde (a. a. O., p. 483 ff.) mit den Farbfiltern in der Weise eine motorische Gleichung zwischen der Pflanze einerseits und dem wirbellosen Tier (sowie dem dunkeladaptierten Menschenauge) andererseits aufgestellt, daß der Punkt festgelegt wurde, bei dem der betreffende Organismus keine Reaktion mehr zeigt, wenn er von der einen Seite vom farbigen Licht, von der anderen von verschieblichem weißen Licht beleuchtet wird. Dabei ergab sich folgendes: Rot (Kupferrubin F 2745 Schott) hatte für die Wirbellosen und den Dunkeladaptierten einen, wenn auch geringen Reizwert, für die Pflanzen dagegen gar keinen. Gelb (Gelbglass dunkel F 4313 Schott) hatte für die Pflanzen einen 50mal geringeren, Grün (Grünfilter

1) BLAAUW, Die Perzeption des Lichtes, in: *Rec. trav. botan. néerland*, Vol. 5, p. 209 ff., 1909. — Ders., Licht und Wachstum, in: *Ztschr. Bot.*, Vol. 6, 1914; Vol. 7, 1915. — Ders., Die Erklärung des Phototropismus, in: *Meddel. Landbouwhoogeschool. Lab. Pflanzenphysiol. Wageningen* 1918.

2) v. HESS, C., Messende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Heliotropismus der Pflanzen und den Lichtreaktionen der Tiere, in: *Ztschr. Bot.*, Jg. 11, p. 481 ff., 1919.

F 4390 SCHOTT) einen 4 mal geringeren, Blau (Blaufilter F 3873 SCHOTT) dagegen einen 8 mal größeren, das Blauviolett (Blauviolettglas F 3653 SCHOTT) einen 30 mal größeren Reizwert als für die Wirbellosen und den dunkeladaptierten Menschen. Von zwei für uns fast gleichfarbigen und gleichhellen Blau hatte das ultraviolettreichere für die Pflanzen fast die doppelt so starke Wirkung wie das ultraviolettärmere Blau. — Im Spektrumversuch (a. a. O., p. 492 ff.) erwiesen sich Strahlen von 475—465 $\mu\mu$, also Blau, für die Pflanze am wirksamsten. Die heliotropische Wirksamkeit sank schon bei 500 $\mu\mu$, also Grün, und bei 430—420 $\mu\mu$, also Violett, auf $\frac{1}{10}$. Gelbgrün bis Grün von 535—525 $\mu\mu$ Wellenlänge hatte „auf die Pflanzen nur noch äußerst geringe heliotropische Wirkung“ (a. a. O., p. 497).

Da an Protophyten noch wenige Untersuchungen mit farbigen Lichtern ausgeführt worden sind, so benutzte ich die Gelegenheit, die Reaktionen von *Volvox* auf verschiedene Farben zu beobachten. In Ermangelung eines Spektrums mußte ich mich mit farbigen Gläsern begnügen, die dem im übrigen völlig verdunkelten planparallelen Untersuchungsgefäß auf der einen Seite vorgesetzt wurden. Die spektroskopische Untersuchung der aus gewöhnlichem Fensterglas bestehenden Farbgläser ergab, daß ihre Farben nicht rein waren. Ich habe mich bemüht, die Zusammenstellung so zu machen, daß Nebenfarben nicht allzusehr störten und daß die Helligkeit der Farbgläser für mein helladaptiertes Auge vergleichsweise gleich erschien.

Wurde die eine Hälfte des Gefäßes mit Rot, die andere mit einem helleren oder gleichhellen Orange beleuchtet, so schwamm *Volvox* nach Orange. Selbst wenn das Orange deutlich dunkler war, blieb die Verteilung der Kolonien in beiden Hälften die gleiche. Ebenso sammelten sich bei gleicher Helligkeit für das menschliche Auge die Kolonien im Falle der Orange-Grüngleichung in Grün, der Rot-Grüngleichung in Grün, der Rot-Blaugleichung in Blau an. Wurde nun — und darauf möchte ich besonderen Nachdruck legen — Gelbgrün mit einem gleichhellen Blaugrün verglichen oder Grün mit einem gleichhellen Blau, so fanden sich im Blaugrün etwas mehr Organismen als im Gelbgrün, im Blau mindestens ebensoviele Organismen vor wie im Grün. Daraus folgt, daß für diese positiv phototropischen Protophyten den stärksten Reiz grünes oder gar blaues Licht ausübt. *Volvox* verhält sich also farbigen Lichtern gegenüber genau so wie die höheren chlorophylltragenden Pflanzen.

Es gibt aber, wie HESS¹⁾ (a. a. O., p. 704) hervorhebt, kein einziges Tier für das die größte Helligkeit im Blau oder Grün sich

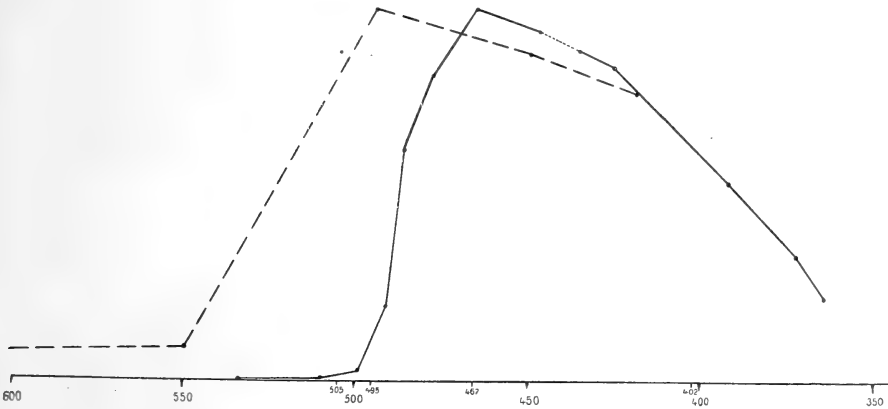


Fig. G. Die Abscisse stellt die Wellenlänge des Lichts in μ dar; die Ordinaten die phototropische Wirkung. Die punktierte Kurve gilt für *Phycomyces*, die ausgezogene für *Avena*. (Nach BLAAUW aus JOST.)

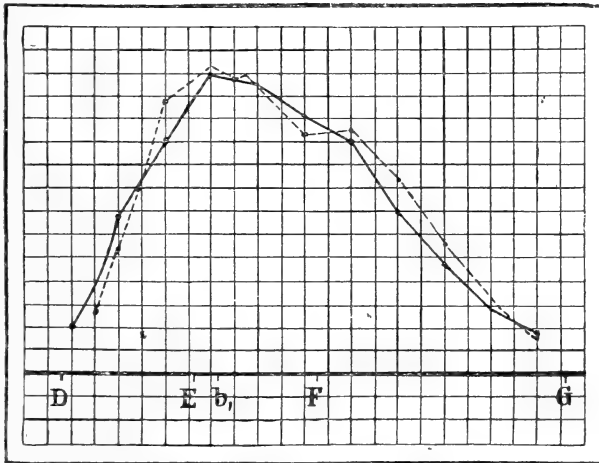


Fig. H. Kurven der relativen Helligkeiten der homogenen Lichter für das totalfarbenblinde und für das normale dunkeladaptierte Menschenauge. (Nach HERING aus HESS.)

1) v. HESS, C., Gesichtssinn, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, p. 555 ff., Jena 1913. — Ders., Neue Versuche über Lichtreaktionen bei Tieren und Pflanzen, in: Münch. med. Wochenschr., Jg. 1914, No. 27, p. 1489 ff. — Ders., Messende Untersuchungen über die Beziehungen usw., in: Ztschr. Bot., Jg. 11, p. 481 ff., 1919.

befindet. HESS hat in zahlreichen Arbeiten gezeigt, daß den größten Helligkeitswert für die wirbellosen Tiere und die Fische das Gelbgrün bei etwa 535—530 $\mu\mu$ Wellenlänge hat, ebenso wie für das dunkeladaptierte menschliche Auge (Fig. H). Für die höheren Wirbeltiere haben die Farben im wesentlichen die gleichen Helligkeitswerte wie für das helladaptierte menschliche Auge. Die größte Helligkeit liegt also im Gelb etwa bei 580 $\mu\mu$ Wellenlänge. Die Abweichungen von dieser Regel bei manchen Wirbellosen und bei Vögeln sind nur scheinbare. Infolge der Fluoreszenz des Auges mancher wirbelloser Tiere, namentlich der Ameisen, werden ultraviolette Strahlen in langwelligere Strahlen umgewandelt. So kann es kommen, daß ultraviolettarmes Licht von einer Farbe, die für wirbellose Tiere einen größeren Helligkeitswert haben müßte, für diese weniger hell wirkt als ultraviolettreiches sonst für sie weniger helles Licht. Im Auge der Vögel endlich wird durch orangegelbe Ölkugeln ein Teil des Violett und Blau ganz absorbiert, diese Teile des Spektrums werden also nicht gesehen.

Eine ganz besondere Stellung spektralen Farben gegenüber nehmen unter den Pflanzen die Purpurbakterien ein, da für diese den größten Helligkeitswert Rot und Ultraviolett besitzen, wie schon früher ENGELMANN und neuerdings wieder BUDER¹⁾ festgestellt hat. Ob dabei die ultraroten Strahlen als solche wirken oder — in Analogie mit der Reaktion auf Ultraviolett bei Tieren durch Fluoreszenz — erst, nachdem sie durch einen Stoff im Pflanzenkörper in Strahlen des für uns sichtbaren Spektrums umgewandelt sind, läßt sich nicht sagen.

Wir ersehen aus all dem, daß die Farben für die Tiere ganz andere Helligkeitswerte haben wie für die chlorophyllhaltigen (und auch die chlorophyllfreien) Pflanzen und daß keinerlei Identität zwischen pflanzlichem und tierischem Phototropismus besteht.

LOEB (a. a. O., p. 465)²⁾ erwähnt weiterhin, daß der Phototropismus der Pflanzen dem BUNSEN-ROSCOE'schen Gesetz zu vergleichen sei. Dieses besagt, „daß innerhalb sehr weiter Grenzen gleichen Produkten aus Intensität und Insolationsdauer gleiche

1) BUDER, J., Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 56, p. 529 ff., 1915.

2) Vgl. auch LOEB, J. u. EWALD, W. F., Über die Gültigkeit des BUNSEN-ROSCOE'schen Gesetzes für die heliotropischen Erscheinungen bei Tieren, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 27, 1914.

Schwärzungen auf Chlorsilberpapier von gleicher Sensibilität entsprechen“. Hiernach ist es also gleichgültig, ob die gleiche Lichtmenge durch kurzdauernde starke oder durch langdauernde schwache Bestrahlung erzielt wird.

JOST (a. a. O., p. 627—628) bestätigt dies. Voraussetzung ist natürlich, daß die unterste Schwelle, die überhaupt noch einen Reiz auslöst, erreicht wird. So fand BLAAUW, daß *Avena*-Keimlinge sowohl reagieren, wenn sie 43 Stunden lang mit 0,00017 Meterkerzen belichtet wurden, was 26,3 Meterkerzen-Sekunden entspricht, als auch bei $\frac{1}{1000}$ Sekundenbelichtungsdauer mit 26520 Meterkerzen, was 26,5 Meterkerzen-Sekunden ergibt.

Der Phototropismus aller augenträgenden Tiere scheint, wie besonders HESS nachgewiesen hat, davon schon insofern verschieden zu sein, als die Schwelle der Lichtempfindung von der Adaptation abhängt. Sollte bei Pflanzen auch die Adaptation mitspielen, so kommt ihr jedenfalls hier nicht die gleiche Rolle wie bei den Tieren zu. Sonst wäre ihre Wirkung bei den zahlreichen lichtsinnesphysiologischen Versuchen an Pflanzen längst untersucht und messend bestimmt worden. Ist die Schwelle der Lichtempfindung bei Tieren überschritten, so ist nur bei kurzdauernden Lichtreizen die phototropische Reaktion bis zu einem gewissen Grad bedingt durch das Produkt aus Intensität und Einwirkungszeit des Lichtes. Beim Vergleich blitzartig verlaufender starker und stunden-, ja tagelanger schwacher Reize ist dieses Gesetz im allgemeinen nicht gültig. Eher könnte man noch sagen, daß die phototropischen Reaktionen mancher Wirbelloser, besonders freibeweglicher Tiere, wie z. B. der niederen Krebse dem Alles- oder Nichts-Gesetz folgen.¹⁾ Ist einmal die Reizschwelle überschritten, so reagieren diese Tiere, und die Reaktion wird nicht deutlicher, selbst wenn die Zeit der Belichtung länger dauert oder die Stärke der Belichtung zunimmt. So konnte z. B. HESS²⁾ (a. a. O., p. 424) zeigen, daß *Serpula contortuplicata* schon bei einer Lichtstärkeverminderung von 1:0,95 seine Tentakelkrone einzieht. Nur unmittelbar an der Grenze des Schwellenwertes geschieht dieses Zurückziehen nicht ganz plötzlich, sondern erfolgt nach etwa einer Sekunde. Bei allen größeren Unterschieden der Belichtung treten die Tentakeln sofort ruckartig in das Gehäuse zurück. Von Wichtigkeit ist nur, daß die Lichtstärkenabnahme sehr

1) VERWORN, M., Erregung und Lähmung, Jena 1913.

2) v. HESS, C., Untersuchungen über den Lichtsinn mariner Würmer und Krebse, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 155, p. 421 ff., 1914.

rasch erfolgt. Geschieht diese sehr langsam, so reagieren die Tiere nicht, selbst wenn es sich um sehr viel bedeutendere Lichtunterschiede handelt. Herr Geheimrat VON HESS hatte die Liebesswürdigkeit, mir die Versuche vorzuführen. Es genügte, daß, falls das Aquarium im Hintergrund des Zimmers aufgestellt war, jemand an der Fensterseite vorbeiging. In dem Augenblick, in dem die Beschattung durch den Körper in dem ja bereits im Schatten liegenden Zimmer eintrat, zog sich *Serpula* blitzschnell zurück. Ein

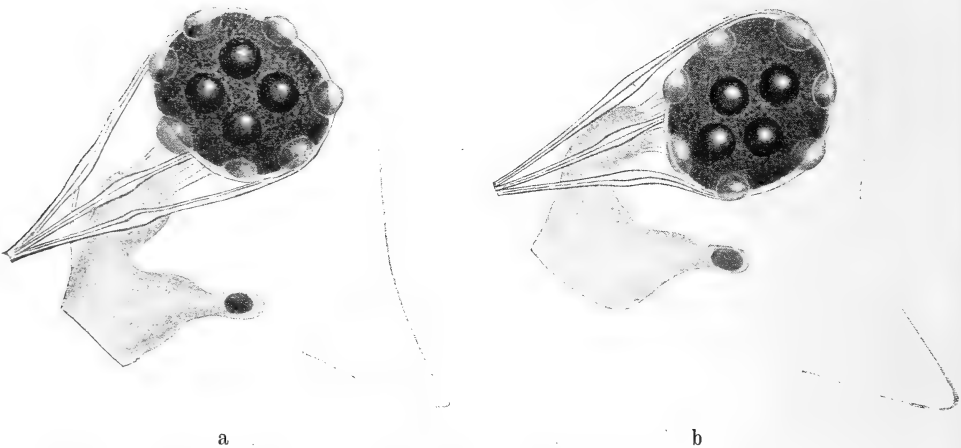


Fig. J. „Daphnienauge bei verschiedenen, durch verschiedene Belichtungsrichtung bedingten Augenstellungen“. (Aus HESS.)

weiteres Beispiel für das Alles- oder Nichts-Gesetz bei einem Lichtreiz bietet die Augenbewegung von *Daphnia* (Abb. 9).^{1) 2)} Die Reizschwelle ist hier bei einem Verhältnis der Lichtstärke des Reizlichtes von 1 zu 1,5 gegeben (HESS, a. a. O., p. 633). Ist diese Schwelle etwas überschritten, so erfolgt Erhellungs-, bzw. Verdunklungsbewegung in normalem Ausschlag. Beispiele für thigmotaktische Reaktionen dieser Art sind u. a. *Serpula* und Vorticellen. Bei der leisesten überhaupt noch wahrgenommenen Erschütterung erfolgt völliges Einziehen der Tentakeln, bzw. Aufrollen des Stieles.

1) v. HESS, C., Gesichtssinn, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, p. 555 ff., 1913.

2) ERHARD, H., Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes der Daphniden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 33, p. 494 ff., 1913.

Höchstens kann man hier gerade an der Schwelle des wirksamen Reizes eine unvollständige Reaktion wahrnehmen.

LOEB (a. a. O., p. 464) bringt auch die Progressivbewegung der Tiere zum Licht oder vom Licht weg in Beziehung zum BUNSEN-ROSCOE'schen Gesetz einerseits und zum heliotropischen Pflanzenwachstum andererseits. Er glaubt nämlich, daß, wie schwache heliotropische kurzdauernde Reize noch kein völliges Hinneigen der Pflanze zum Licht bedingen, auch die Tiere bei geringer Stärke des Reizlichtes „nicht geradlinig zur Lichtquelle gehen, schließlich aber doch an die Lichtseite des Gefäßes gelangen“. Nur bei einem stärkeren Lichtreiz soll nach LOEB sich das positiv phototropische Tier in gerader Richtung auf die Lichtquelle zu bewegen. Auf dieser Beobachtung fußend, begründet er seine mechanistische Auffassung des tierischen — wie pflanzlichen — Heliotropismus folgendermaßen: „Nehmen wir an, daß ein positiv heliotropisches Tier seitlich vom Licht getroffen werde. Dann tritt eine mechanische Wendung des Kopfes zur Lichtquelle ein, wenn die Differenz der photochemischen Reaktionsprodukte auf beiden Seiten einen gewissen Wert übersteigt. Bei genügend hoher Lichtintensität tritt das fast momentan ein, und deshalb kann ein solches Tier, wenn es einmal in die Richtung der Lichtstrahlen eingestellt ist, sich nicht aus derselben entfernen, ohne daß der Schwellenwert, der zur Drehung des Kopfes nötig ist, sofort erreicht und die Abweichung aus der heliotropischen Orientierung mechanisch korrigiert wird. Ist die Lichtintensität aber gering, so kann das Tier längere Zeit aus der geraden Richtung abweichen, ohne daß der Zwang zur richtigen Orientierung sich bemerkbar macht. Die Autoren, welche annahmen, daß zwischen beiden Fällen ein prinzipieller Unterschied besteht, begingen den Fehler, das Massenwirkungsgesetz außer acht zu lassen.“

Wir werden an späterer Stelle (S. 42—44) noch besonders auf die mechanische Erklärung des Heliotropismus zu sprechen kommen. Hier sei nur bemerkt, daß gerade bereits die niederen noch nicht in größerem Umfang mit Assoziationsbahnen versehenen Tiere bei schwacher Lichtreizung keineswegs in schräger Richtung, sondern in der Regel direkt gerade auf die Lichtquelle zugehen, genau so wie bei sehr viel stärkerer Lichtreizung. Desgleichen findet die Erhellungs- und Verdunkelungsbewegung der niederen Krebse, das Steigen und Sinken im Wasser, bei geringen Reizunterschieden ebenso statt, wie bei größeren Reizverschiedenheiten. Nur an der Grenze der Reizschwelle kann man im Zweifel sein, ob

eine Reaktion erfolgt ist oder nicht.¹⁾ Bei allen darüber hinausgehenden Reizen bleibt die Reaktion annähernd die gleiche.

Nur in einem einzigen Fall scheint ein Vergleich zwischen dem pflanzlichen und dem tierischen Heliotropismus, was das BUNSEN-ROSCOE'sche Gesetz betrifft — nicht, was z. B. die Wirkung der Wellenlänge des Lichts betrifft — angängig. Wenn nämlich, wie das von LOEB (a. a. O., p. 459—462) geschieht, die heliotropische Wachstumskrümmung festgewachsener Tiere mit der der Pflanzen verglichen wird. Hier scheint es in der Tat so zu sein, daß ein wochenlanger schwächerer Lichtreiz den gleichen Erfolg hat wie eine nur tagelange, dafür aber stärkere Belichtung. Dagegen rufen hier anscheinend minutenlange oder sekundenlange stärkste Belichtungen nicht eine ebenso starke Reaktion hervor wie ein in Meterkerzen-Sekunden gleiches langdauerndes Licht. Genaue messende Untersuchungen hierüber liegen aber meines Wissens noch nicht vor.

Wenn sich die heliotropischen Wachstumskrümmungen der festgewachsenen Tiere wirklich denjenigen der Pflanzen bis zu einem gewissen Sinn vergleichen lassen, so fallen sie damit eben aus dem Rahmen der übrigen tierischen tropistischen Reaktionen heraus. Für solche Wachstumskrümmungen müßten dann ähnliche Ursachen angenommen werden wie für die der Pflanzen. Vielleicht würde es sich dann auch empfehlen, zwischen „Tropismus“ festgewachsener Organismen und „Taxis“ freibeweglicher Lebewesen zu unterscheiden, wie dies ja in der Botanik üblich ist.

Die rein mechanistische Erklärung LOEB's für die Zuwendung zum Licht, die an späterer Stelle (S. 42—44) besprochen werden soll, und die, wie wir sehen werden, für das Tierreich versagt, vermag schon kaum für das Pflanzenreich zu genügen. LOEB stellt sich vor, daß der „Phototonus“ der dem Licht zugewandten und der abgewandten Körperseite ein verschiedener wird, wodurch eine zwangsläufige Krümmung zum Licht erfolgt. Es krümmen sich aber, wie JOST (a. a. O., p. 633) sagt, keineswegs alle normalen Pflanzen in gleicher Weise zum Licht: „Fällt auf normal orientierte Pflanzen einseitiges Licht horizontal ein, so stellen sich . . . manche direkt in die Lichtrichtung ein (*Phycomyces*, *Pilobolus*, *Vicia sativa*), andere (*Lepidium*, *Avena*) bilden einen kleinen Winkel mit ihr; wieder an-

1) ERHARD, H., Lichtsinnesversuche an niederen Krebsen, in: Zool. Jahrb., Physiol. (erscheint demnächst).

dere (*Phaseolus*, *Helianthus*) weichen nur wenig von der Horizontalstellung ab.“ Man müßte also mindestens annehmen, daß außer dem „Phototonus“ noch ein anderer die heliotropische Reaktion unter Umständen hemmender Tonus maßgebend sein kann.

Für Reizreaktionen tierischer Organismen gilt bekanntlich das WEBER'sche Gesetz, soweit es sich nicht um sehr schwache oder äußerst starke Reize handelt. Dieses Gesetz besagt, daß mit steigender Reizstärke der Unterschied zweier Reize nur dann wahrgenommen werden kann, wenn der Unterschied proportional der Reizgröße zunimmt. Für Pflanzen gilt dieses Gesetz nicht, auch nicht für die Purpurbakterien, wie BUDER¹⁾ neuerdings zeigen konnte.

Aus diesen wenigen Beispielen, die sich sicher noch vermehren ließen, ist schon zu erkennen, daß die Behauptung LOEB's, der pflanzliche und der tierische Tropismus seien identisch, nicht mehr aufrecht erhalten werden kann.

4. Gibt es eine Sensitivierung gegen heliotropische Lichtwirkung und Umkehr des Heliotropismus durch ein anderes Reizmittel?

Daß im Zustand herabgesetzter Lebensenergie die Reaktionsstärke durch alle diejenigen Mittel, die in der Physiologie als anregend bekannt sind, zunimmt, ist selbstverständlich. Es handelt sich aber dabei nicht um eine „Sensitivierung“ normaler Tiere für Lichtreize durch diese chemischen Stoffe, wie LOEB (a. a. O., p. 468 ff.) glaubt, sondern um eine Auffrischung der Lebensgeister erschöpfter Tiere durch Stimulantia. Man sollte übrigens diese Sensitivierung oder Sensibilisation anders benennen, da mit einer „photobiologischen Sensibilisationswirkung“ in der Physiologie ein ganz anderer Vorgang gemeint ist. Man versteht nach HAUSMANN darunter die Tatsache, daß mit Hämatoporphyrin subkutan injizierte Mäuse im Dunkeln weiterleben, im Licht dagegen rasch zugrunde gehen, eine Erscheinung, die nach H. FISCHER und MEYER-BETZ nur bei Verwendung von krystallisiertem Hämatoporphyrin und nicht von ganz reinem krystallisiertem Mesoporphyrin zu beobachten ist.²⁾

LOEB gibt weiterhin an (a. a. O., p. 470), daß es ihm gelungen

1) BUDER, J., Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 56, p. 529 ff., 1915.

2) Zitiert nach HAMMARSTEN, O., Lehrbuch der physiologischen Chemie, 8. Aufl., p. 276, Wiesbaden 1914.

sei, „indifferente und sogar negativ heliotropische Exemplare“ von Daphnien und Copepoden „durch Säuren positiv heliotropisch gemacht“ zu haben.

Dazu ist zu bemerken, daß sich auch die zahlreichen von HESS untersuchten Copepoden stets als positiv, nie als negativ phototropisch erwiesen. Aus eigener Erfahrung kann ich dies für *Cyclops strenuus* bestätigen. Von den Daphniden war schon die Rede.

Das abweichende Ergebnis von LOEB ist wohl so zu erklären, daß er teils mit müden Tieren gearbeitet hat, teils die Lichtbrechung in den von ihm benutzten runden Gefäßen nicht berücksichtigt hat. Belichtet man z. B., wie dies LOEB getan hat, eine Petrischale von einer Seite, so befinden sich in ihrem Innern zwei helle Lichtkegel, der eine an der Lichtseite, der andere an der entgegengesetzten Seite. Wenn wir also auch Tiere in der von der Lichtquelle am weitesten entfernten Stelle der Schale vorfinden, so ist das kein Beweis, daß sie negativ phototropisch, sondern ein Beweis, daß sie positiv phototropisch sind. Man darf deshalb zu solchen Versuchen, wie HESS gezeigt hat, nur planparallele Gefäße verwenden und muß selbstverständlich die der Lichtquelle abgekehrte Seite völlig verdunkeln, so daß von der Gegenseite kein reflektiertes Licht eindringen kann, um eindeutige Resultate zu bekommen. Wenn ich die ganz gleichen Tiere, die positiv phototropisch waren, in eine Petrischale brachte, so sammelte sich immer auch ein Teil im Lichtkegel der von der Lichtquelle am weitesten entfernten Seite an. Ebenso schwammen in einer am Fenster stehenden Glaswanne immer auch einige Tiere auf der Gegenseite, wenn diese reflektiertes Licht empfing und nicht abgeblendet war.

Ich glaube aber immerhin LOEB, daß es gelingt, die phototropische Reaktion eines Tieres durch ein anderes Reizmittel in das Gegenteil zu verwandeln, nur bin ich, was die Deutung dieser Reaktion betrifft, anderer Ansicht als LOEB.

Wir müssen hier unterscheiden: Wirkt das neue Reizmittel einseitig oder allseitig auf das Versuchstier ein. Diese Unterscheidung ist von LOEB nicht genügend gemacht worden.

Vor allem gilt es hier zu untersuchen; ob das neue Reizmittel für sich allein eine positive oder negative Reaktion auslöst. Wirkt es nun einseitig ein, so ist bei positiver Reaktion des Versuchstieres auf beide Reize selbstverständlich, daß es sich dann auf die Reizquellen in beschleunigtem Maße zubewegt, wenn die Reize aus ein und derselben Richtung kommen. So entstehen vier

Möglichkeiten, und es fragt sich nur bei Einwirkung der beiderseitigen Reize, wenn sie entweder gleichbedeutend aus verschiedener Richtung kommen oder entgegengesetzte Reaktion auslösend aber aus gleicher Richtung kommen, welcher Reiz von ihnen der stärkere ist. Für den letzteren Fall habe ich ¹⁾ an anderer Stelle ein Beispiel gegeben: *Oniscus murarius* und *Porcellio scaber* sind negativ phototrop und negativ thermotrop (bei höheren Temperaturen). Die Tiere gehen nur dann in das Dunkle, wenn beide Seiten des Gefäßes annähernd gleiche Temperatur haben, meiden aber vermöge ihrer hohen Empfindlichkeit auf thermische Reize sofort die dunklere Seite des Gefäßes, wenn in ihr die Temperatur etwas höher ist. Hierbei handelt es sich aber selbstverständlich nicht um eine Umkehr des Phototropismus, sondern lediglich darum, daß der thermische Reiz stärker auf die Asseln einwirkt als der photische Reiz.

Durch chemische Reize läßt sich in der Tat eine Umkehr der Reaktion mancher Tiere erzielen. LOEB (a. a. O., p. 470) gibt als chemische Reizmittel, die den Phototropismus umkehren, Säuren und Alkohole an. Hierzu ist zu bemerken, daß diese beiden Stoffe in der Physiologie als Bewegungs- beschleunigend sowohl für die Proto-plasma-, wie die Wimper- und Muskelbewegung bekannt sind ²⁾. Sie bewirken aber — in nicht zu starker Konzentration — stets, wie dies besonders überzeugend ENGELMANN für die Wimperbewegung dargetan hat, nur eine Beschleunigung in der Richtung der Progressivbewegung. Immer handelt es sich also bei einer Einwirkung eines solchen chemischen Reizes auf ein phototropisches Tier um eine Beeinflussung des Bewegungsapparates auf muskulärem oder nervösem Weg, der hierbei ähnlich zwangsläufig reagiert wie auf die später zu besprechenden galvanischen Reize. Hinter diese zwangsläufige Reaktion kann natürlich die Instinkt-

1) ERHARD, H., Lichtsinnesversuche an niederen Krebsen, in: Zool. Jahrb., Physiol. (erscheint demnächst).

2) ENGELMANN, TH. W., Über die Flimmerbewegung, in: Jena. Ztschr. Med. Naturw., Vol. 4, 1868. — Ders., Physiologie der Proto-plasma- und Flimmerbewegung, in: HERMANN, Handb. Physiol., Vol. 1, Teil 1, 1879. — VERWORN, M., Allgemeine Physiologie, 6. Aufl., Jena 1915. — Ders., Erregung und Lähmung, Jena 1914. — JENNINGS, H. S., Das Verhalten der niederen Organismen. Übersetzt von MANGOLD, Leipzig 1910. — ERHARD, H., Methoden zur Erforschung der Proto-plasmabewegung. Methoden zur Erforschung der Geißel-, Wimper- und Spermatozoenbewegung. Beides wird erscheinen in: ABDERHALDEN, Handb. biol. Arbeitsmethoden, Wien-Berlin.

reaktion des Tieres zurücktreten. Damit hat sich aber der Phototropismus als solcher nicht geändert.

LOEB erwähnt ferner einige Beobachtungen von Umkehr des Heliotropismus bei sich entwickelnden Tieren (a. a. O., p. 471). So sollen die Larven von *Balanus perforatus* und von *Limulus polyphemus* gleich nach dem Ausschlüpfen positiv phototropisch, die späteren Entwicklungsstadien dagegen negativ phototropisch sein. Nach HADLEY¹⁾ sind Hummerlarven zwei Tage nach dem Ausschlüpfen positiv, dann negativ phototropisch bis kurz vor der Häutung, dann wieder positiv phototropisch. Hier handelt es sich offenbar um eine für diese Tiere wichtige biologische zweckmäßige Reaktion wie z. B. für die junge Fischbrut. Die letztere ist bekanntlich auch im Gegensatz zu den erwachsenen Fischen sehr stark positiv phototropisch, weshalb sie zu zahlreichen Lichtsinnesversuchen verwandt worden ist²⁾. Der positive Heliotropismus führt die Brut in diejenigen Wasserregionen, in denen am reichlichsten Nahrung für sie vorhanden ist.

Durch Erschütterung soll es nach LOEB (a. a. O., p. 471—472) möglich sein, *Cypridopsis* positiv heliotropisch³⁾ oder den sonst positiv heliotropischen *Gammarus* negativ heliotropisch zu machen. Ich habe *Gammarus pulex* gleichfalls darauf untersucht. Bei einmaliger Erschütterung des Gefäßes schrecken die Tiere augenblicklich zwar auf, bleiben aber noch im Hellen. Stößt man dagegen das Glas mehrere Male hintereinander kräftig auf, so schwimmen sie ins Dunkle. Als Umkehr des Phototropismus braucht man diese Reaktion nach meiner Ansicht aber nicht zu deuten. Wir sehen nämlich, daß die in Wurzelgeflechten von Wasserpflanzen oder auf Tuffsteinen lebenden Tiere auch auf andere Reize hin, z. B. wenn sie aus dem Wasser genommen werden und ihnen Austrocknung droht, die dunkelsten Stellen aufsuchen, gewohnt auch im normalen Leben sich dorthin zu verkriechen. Demnach ist das Aufsuchen der Dunkelheit auf einen Reiz hin hier eine Instinkthandlung.

Eine scheinbare Umkehr des Phototropismus kann ferner bei Mangel an Adaptation bei positiv phototropischen Tieren auf-

1) HADLEY, PH. P., The reaction of blindet lobster to light, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 21, p. 180 ff., 1908.

2) v. HESS, C., Untersuchungen zur Physiol. des Gesichtssinnes der Fische, in: Ztschr. Biol., Vol. 68, p. 245 ff., 1914.

3) TOWLE, E. W., A study in the heliotropism of *Cypridopsis*, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 3, p. 345 ff., 1900.

treten. Das hat zuerst HESS¹⁾ gezeigt, indem er fand, daß die ganz gleichen niederen Krebse, „die kurz vorher so lebhaft auf das Licht zugeeilt waren, . . . durch Dunkelaufenthalt von nur 2—3 Minuten so lichtscheu geworden sind, daß sie das nämliche Licht fliehen.“ (a. a. O., p. 267). Das gleiche zeigten alle von mir unter Anleitung von Herrn Geheimrat v. HESS untersuchten Tiere.

Es wäre falsch, daraus den Schluß zu ziehen, daß der Mangel an Adaptation mehr oder weniger zwangsläufig hier den negativen Phototropismus auslöst, denn als hell empfindet ja auch das mangelhaft adaptierte, eigentlich positiv phototropische Tier selbstverständlich das Reizlicht. Wir wollen die Reaktion als instinktive Schreckbewegung erklären. Das Wesen einer normalen Instinkthandlung besteht ja darin, daß sich der Organismus normalen, also gewohnten Reizen gegenüber „zweckmäßig“ verhält. Normale Lichtreize wechseln aber im Leben der Daphniden so langsam, daß sie stets ein adaptiertes Auge treffen. Wenn dagegen auf einen so ungewohnten Reiz, wie dies der Lichteinfall auf das nicht adaptierte Auge ist, eine koordinierte Handlung entgegen der Gewohnheit erfolgt, so kann diese nicht mechanisch als Reflex gedeutet werden. Ein koordinierter Reflex erfolgt nämlich immer im Sinne der Gewohnheit.

Außer an verschiedenen niederen Krebsen habe ich die Wirkung der Adaptation auch an *Gammarus pulex* studiert. SMITH (zitiert aus LOEB p. 471) gibt an, daß *Gammarus annulatus*, aus dem Dunkel genommen, während der ersten zehn Minuten entweder indifferent oder schwach positiv oder negativ heliotropisch ist. Er bringt dies in Zusammenhang mit der von PARKER bei *Gammarus* gefundenen Pigmentwanderung im Auge, die eine Stunde dauert, in den ersten fünfzehn Minuten nach der Belichtung aber zum größten Teil schon erfolgt ist. Die von mir untersuchten *Gammarus* zeigten bei Dunkeladaptation und plötzlicher greller Belichtung erst eine Latenzzeit von einigen Sekunden. Dann schwammen die Tiere in äußerst lebhafter Weise in Hell und Dunkel fünf Minuten hin und her, worauf sie sich allmählich beruhigten und zum größten Teil im Hellen niederließen. Von einer Umkehr des Heliotropismus kann auch hier, wenn selbst vielleicht etwas mehr Tiere im Anfang des Versuches das Dunkel aufsuchten, nicht die Rede sein, sondern das Ganze macht den typischen Eindruck einer Schreckreaktion.

1) v. HESS, C., Der Lichtsinn der Krebse, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 174, p. 245 ff., 1919.

Für spätere Untersucher bemerke ich, daß nach den bisherigen Erfahrungen an Tieren erst nach Verlauf von mindestens einer halben Stunde von völliger Dunkeladaptation gesprochen werden kann. HESS¹⁾ hat z. B. messende Versuche am gewöhnlichen und am albinotischen Tagvogelauge sowie am Nachtvogelauge angestellt (a. a. O., p. 568 ff.) und am letzteren gefunden, daß von 5 Min. zu

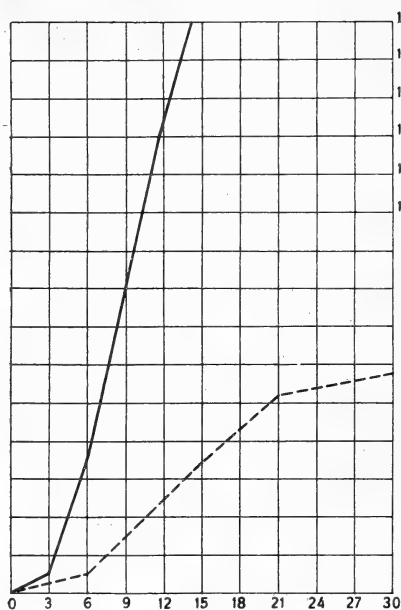


Fig. K. Adaptationskurven für das normale Auge (Herr Dr. LANG) (ausgezogene Linie) und das myope Auge (mein Auge) (gestrichelte Linie). Aufgenommen von Herrn Dr. H. ORTH. Die Abszisse gibt die Anzahl der Minuten, die Ordinate die reduzierten Empfindlichkeitswerte an. Das normale Auge erreicht bei 30 Minuten in diesem Fall 260 000. Von 30 Minuten an nimmt die Adaptation beider Augen nur wenig mehr zu. Der Unterschied zwischen dem normalen Auge und dem myopen Auge erscheint hier allerdings etwas größer als er in Wirklichkeit ist, weil die Skala des betreffenden benutzten NAGEL'schen Adaptometers, welche die jeweilige Blendenöffnung angibt, zur tatsächlichen Blendenweite in einem falschen Verhältnis steht. Da es hier aber nicht darauf ankommt, ganz genau den Unterschied zwischen dem normalen und dem myopen Auge festzustellen, sondern nur zu zeigen, daß ein beträchtlicher Unterschied besteht, so wurden die Kurven mit dem im übrigen vorzüglichen Apparat aufgenommen.

30 Min. die Helligkeitswahrnehmung um das Neunfache zunimmt. Beim Menschen nimmt die Adaptation in den ersten 30 Min. stark zu, bleibt dann fast konstant und ist völlig nach 2 Std. durchgeführt. Adaptationskurven hat zuerst NAGEL gezeichnet. Ich gebe hier einen Adaptationsbefund für ein normales und für mein myopes (8 Dioptrien) Auge mit dem NAGEL'schen Adaptometer (Fig. K).

Die herabgesetzte Adaptation des kurzsichtigen Auges beruht hier nur auf einer Schädigung der Netzhaut und Aderhaut durch Dehnung in die Länge. Mit dem Auflösungsvermögen des Auges an sich hat die Adaptationsfähigkeit nichts zu tun. Tiere, die schlecht sehen, können also u. U. nicht nur auf Helligkeitsunterschiede

1) v. HESS, C., Gesichtssinn, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, Jena 1913.

feiner reagieren, sondern ihr Auge kann sich auch ev. besser adaptieren als das von Tieren mit besserem Auflösungsvermögen.

Zur Bestimmung des Phototropismus eines Tieres ist jedenfalls unerläßliche Voraussetzung, daß man dasselbe sich vorher an ein Licht von ähnlicher Stärke, wie es das Reizlicht des Versuches ist, adaptieren läßt.

LOEB spricht davon, er habe „durch Abkühlung bei vielen Formen positiven Heliotropismus induziert, während Zunahme der Temperatur diesen positiven Heliotropismus beseitigt“ (a. a. O., p. 480). Hier handelt es sich also um ein neues allseitig wirkendes Reizmittel. Der Versuch ist allerdings richtig. Wenn ich positiv phototropische Tiere allseitig beleuchtete und gleichzeitig die Temperatur im Versuchsgefäß erhöhte, so konnte freilich der Fall eintreten, daß die niederen Krebse nicht die Erhellungsreaktion des Steigens im Gefäß zeigten, sondern zu Boden sanken. Der Fall trat aber nur ein, wenn die Temperatur so hoch war, daß sie, für sich allein angewandt, eine negative Reaktion ausgelöst hätte. Auch hier haben wir also einen Widerstreit der Empfindungen, und es siegt eben der stärkere Reiz, während die Empfindung für den schwächeren Reiz weder beseitigt noch umgekehrt ist, sondern einfach zurücktritt.

LOEB hat Recht, wenn er annimmt (a. a. O., p. 480), daß die täglichen Horizontalbewegungen vieler Wassertiere außer durch photische Reize auch durch chemische Reize (Sauerstoff- und Kohlen säuregehalt des Wassers), Wärmereize usw. veranlaßt werden. Um so verwunderlicher ist es, daß er selbst bei seinen Versuchen über die Wirkung eines bestimmten Reizes solche Nebenreize, wie wir noch sehen werden, nicht immer ausgeschaltet hat.

5. Verläuft der Heliotropismus der niederen Krebse maschinenmäßig oder instinktiv?

Es fragt sich nun, ob gerade diese scheinbar maschinenmäßig vor sich gehende tägliche Bewegung ein Beweis für die LOEB'sche Maschinentheorie des Lebens ist. Wir lassen, um dies zu untersuchen, nur einen die Vertikalbewegung sicher mit verursachenden Reiz, den Lichtreiz, im künstlichen Versuch auf positiv phototropische Tiere einwirken und schalten alle anderen „störenden“ Reize mit Ausnahme des stets vorhandenen und nicht zu entfernenden geotropischen Reizes aus. Die entsprechend adaptierten niederen Krebse werden ganz frisch in frischem Wasser, das keine Pflanzen enthält, belichtet

(eine merkliche chemische Änderung des Wassers kann in kürzester Zeit also nicht eingetreten sein). Zwischen Versuchsgefäß und Lichtquelle wird ein Wassergefäß eingeschaltet, das zwar die Licht-, nicht aber die Wärmestrahlen durchläßt. Davon, daß die Temperatur während des Versuches gleichbleibt, überzeugt man sich durch ein Thermometer.

Die positiv phototropischen Daphniden steigen empor, dem Licht entgegen, wenn dieses von oben kommt, sie schwimmen aber auch nach oben, wenn von der Seite oder gar von unten beleuchtet wird. Der Geotropismus wirkt stets gleich ein, kann also entweder vernachlässigt werden — oder wird, was noch richtiger ist, einem stets mit gleicher aber sehr geringer Kraft anziehenden Magneten zu vergleichen sein. Ein Stück Eisen fällt, wenn auf dasselbe ein schwacher Magnet und die stärker wirkende Anziehungskraft der Erde aus verschiedenen Richtungen einwirken, selbstverständlich zur Erde wenn auch durch den Magnet abgelenkt oder verzögert. Wirkt aber Magnet und Erde aus der gleichen Richtung ein, wie dies analog der Fall ist bei den von unten beleuchteten Daphniden, so fällt das Eisen selbstverständlich erst recht zur Erde, und zwar beschleunigt. Man müßte also nach der Tropismenlehre, wie sie LOEB deutet, annehmen, daß von unten belichtete Daphniden erst recht nach unten gehen. Wenn sie hierbei nach oben gehen, so ist das nur so zu erklären, daß durch „Erfahrung“ — phylogenetisch oder ontogenisch erworbene Erfahrung — in ihnen ein Instinkt festgelegt ist. Dieser Instinkt ist durch die Tatsache hervorgerufen, daß Belichtung, die in der Natur immer von oben kommt, in höheren Lagen günstigere Lebensbedingungen schafft, indem sie das Wachstum chlorophyllhaltiger zur Nahrung dienender Pflanzen begünstigt, die außerdem noch den zum Leben der Daphniden nötigen Sauerstoff liefern. Natürlich ist zu dieser Folgerung keine „bewußte“ Gedankenkette nötig. PAULSEN¹⁾ hat recht, wenn er einmal sagt, es würde selbst in der großen Masse der Menschen viel mehr instinktmäßig als bewußt gehandelt, sogar bei relativ komplizierten Handlungen, und es sei ein Fehler der Philosophen, daß sie dieser Tatsache viel zu wenig Rechnung tragen. WUNDT²⁾ unterscheidet (a. a. O., p. 390) zwischen Reflexpsychologen, Instinktpsychologen und Intelligenzpsychologen. Ich möchte die meisten Tropismen

1) PAULSEN, F., Einleitung in die Philosophie, 29. u. 30. Aufl., Stuttgart 1919.

2) WUNDT, W., Menschen- und Tierseele, 6. Aufl., Leipzig 1919.

als durch erblich festgelegten oder individuell erworbenen Instinkt und nicht durch maschinenmäßigen Reflex hervorgerufen ansprechen. Endlich kann bei höheren Tieren sogar Intelligenz, bewußte Willenshandlung bei einer tropistischen Reaktion mitspielen.

Diese Anschauung deckt sich mit der Auffassung DEMOLL's¹⁾ über die Tropismenlehre, der Folgendes ausführt (a. a. O., p. 278—279): „Die ganze Auffassung der Tropismen der mit Gehirnzentren begabten Tiere scheint mir daran zu krankem, daß man in ihnen ein Unveränderliches, ein Vererbtes, eine einfachste Verkettung zwischen Reiz und Reaktion sieht. . . . Die Auffassung der Nervenphysiologie und Psychologie der niederen Tiere pendelt immer noch zwischen den beiden Extremen und hält sich zu wenig in der Mitte. Die Tropismen bei den höheren Tieren, auch bei den Arthropoden sind nicht mehr die primitiven Reflexbogen, sondern sie sind zum Teil sicher schon auf die die Eindrücke verarbeitende und miteinander in Beziehung bringende Tätigkeit der Nervenzentren zurückzuführen. Bei einem primitiven Bahnhof, wo ein gegenseitiger Austausch der verschiedenen (Reflex-)Bahnen mit Hilfe von Weichen nicht vorgesehen ist, wo das Wesen des Zentrums nur in einer Überkreuzung mit Hilfe von Überführungen besteht, braucht es keinen Weichenwärter, keine Intelligenz. Gehen aber die für den Außenstehenden gleich schematisiert aussehenden (Reflex-)Bahnen durch ein großes Bahnzentrum (und der Weg Auge—Bein z. B. führt beim Krebs durch das Gehirn), das unzählige Verbindungen der Weichen enthält, so greift hier überall die Intelligenz, der Weichensteller, ein und muß hier eingreifen, auch wenn ein ebenso stereotyper Kurs für einen bestimmten Zug gefordert wird wie im ersten Fall. Durch ein kompliziertes Zentrum — dieser Eindruck hat sich in den letzten Jahren immer mehr bei mir verstärkt — kann ein Reflexbogen überhaupt nicht hindurchlaufen, ohne Typisches dieses höheren Zentrums im geringeren oder stärkeren Maße in Mitleidenschaft zu ziehen.“

6. Erklärung einer unzweckmäßigen Reaktion.

Daß niedere Tiere sich ungewohnten Reizen gegenüber nicht immer „zweckmäßig“, sondern häufig „zweckwidrig“ verhalten, ist

1) DEMOLL, R., Antwort auf die Kritik von v. BUDDENBROCK, in: *Biolog. Ztrbl.*, Vol. 39, p. 266 ff., 1919.

kein Beweis gegen diese Auffassung. Auch der Mensch tut, von einem ungewohnten Reiz betroffen, zuweilen das genaue Gegenteil von dem, was zweckmäßig wäre. Von seinem Standpunkt aus hat LOEB sicher recht, wenn er nicht das „Zweckmäßige“, sondern das „Zwangsläufige“ zum Kriterium eines Tropismus nimmt.

Eine unzweckmäßige Reaktion ist das Fliegen der Schmetterlinge und das Kriechen der Raupen in das künstliche Licht. Ist sie deshalb rein mechanisch zu erklären? Schmetterlinge und Raupen sind in der Regel positiv heliotropisch, das hat LOEB (a. a. O., p. 455—457) und später HESS¹⁾ u. a. an den eben ausgekrochenen Raupen des Goldafters, *Porthesia chrysorrhoea* gezeigt; der Fang des Nonnenfalters mittels elektrischer Bogenlampen ist allgemein bekannt. Der positive Heliotropismus ist bei den *Porthesia*-Räupchen ein durch Zweckmäßigkeit ausgebildeter Instinkt, da sie an der hellsten Stelle, den Spitzen der Sträucher, die ihnen zur Nahrung dienenden Triebe finden. Die Räupchen werden nur durch den Heliotropismus, nicht durch den Chemotropismus, gelenkt. Ist ein Ast verdorrt, so gehen sie an dessen Spitze zugrunde. Daß die Tiere zu ihrem Schaden bei künstlicher ungewohnter Lichtreizung ins Licht gehen, ist kein Beweis gegen eine Instinkthandlung, sondern im Gegenteil. Darin besteht ja das Wesen des Instinktes, daß er in gewohnten Verhältnissen das Richtige, in ungewohnten oft das Falsche trifft.

Es ist ganz falsch aus der unzweckmäßigen Reaktion auf einen ungewohnten Reiz hin zu schließen — wie dies LOEB tut — die tierischen Tropismen seien vielfach von keiner lebenserhaltenden Wichtigkeit, sie seien oft eine mehr zufällige Erscheinung. HESS (a. a. O., p. 98) antwortet darauf folgendermaßen: „Eine solche Betrachtungsweise scheint mir nicht besser, als etwa annehmen zu wollen, auch die Organe, die solche Reaktionen vermitteln und durchführen, Auge, Ohr, Flosse und Flügel, hätten sich gewissermaßen zufällig und ohne direkten Nutzen für den Besitzer entwickelt; könnte man doch auch sagen, daß vielen Tieren ihre Organe „das Leben gekostet“ haben.“

Eigenartig ist, daß die gleiche Reaktion, der Heliotropismus der Schmetterlinge, von anderer Seite weder als reiner Reflex noch als Instinkt, sondern als bewußte Willenshandlung erklärt wird.

1) v. HESS, C., Über Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 177, p. 57 ff., 1919.

Man sagt: Die positiv phototropischen Schmetterlinge fliegen ja nicht in die Sonne, sie müssen sich also dessen „bewußt“ sein, daß dort nichts zu holen sei. Darauf ist zu erwidern: Der Instinkt ist ein stärkerer Leitstern als das Bewußtsein. Daß in der Sonne nichts zu suchen sei, „weiß“ der Schmetterling nicht, wie ROMANES glaubt, sondern er handelt dabei instinktiv, denn je mehr er sich von der Erde entfernt, um so ungünstiger werden seine Lebensbedingungen. Darüber klären ihn bald seine Sinnesorgane auf, wenn er in größeren Höhen den Duft der Blüten vermissen, dagegen die ihm unerträgliche Kälte empfinden würde. Der positive Chemotropismus zu den Blüten und der positive Thermotropismus zur Erde würde bald stärker auf ihn einwirken als der positive Heliotropismus zur Sonne. In der Regel setzt sich also der Hang zur nahrungspendenden Erde gegenüber dem nahrungsfreien Licht durch.

Darauf wird erwidert werden: Wie kommt es aber, daß Nachtschmetterlinge aus dunklem Gebüsch stets in die Mondhelle fliegen? Es ist so zu erklären, daß sie, wie HESS¹⁾ (a. a. O., p. 101) sagt, hier „mit Hilfe ihrer Augen leichter die Artgenossen finden, den Feind fliehen oder ihrer Nahrung nachgehen können“.

DEMOLL erklärt den Umstand, daß diese phototropischen Tiere in diesem Fall nicht in die Lichtquelle (Mond) selbst fliegen, damit, daß bestimmend für ihre Progressivbewegung nicht das Licht, sondern die Dunkelheit der Umgebung sei. Er glaubt, daß für Tiere, die von einer mondscheinbestrahlten Stelle auffliegen, kaum eine Kontrastwirkung der Dunkelheit gegeben ist.

Die wichtigste Voraussetzung dafür, daß überhaupt eine heliotropische Reaktion eines Tieres stattfindet, ist, wie HESS sagt, „daß das Tier dabei auch wirklich aus einer weniger lichtstarken in eine lichtstärkere Umgebung komme.“ Der Lichtstärkenunterschied nimmt aber bei der ungeheuren Entfernung von Sonne und Mond so unmerklich zu, daß dies für die Tiere gar nicht in Betracht kommt. HESS gebraucht den anschaulichen Vergleich, daß er sagt, so wenig jemand in der Abenddämmerung nach Westen laufen wird, um besser lesen zu können, so wenig werden positiv heliotrope Tiere in Sonne oder Mond fliegen.

Damit erledigt sich auch die Theorie PARKER's¹⁾, der den Umstand,

1) v. HESS, C., Über Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 177, p. 57 ff., 1919.

2) PARKER, G. H., The phototropism of the Mourning-cloak Butterfly, *Vanessa antiopa* LINN., Mark Annivers., Jg. 1903, p. 453 ff.

daß die Schmetterlinge nicht in die Sonne fliegen, damit erklärt wissen will, daß die Sonne eine zu kleine Reizfläche für ihr Auge bilde. Er steht geradezu auf dem Standpunkt, daß ein positivphototropisches Tier im Falle der Wahl zwischen einer größeren, geringer beleuchteten und einer kleineren, aber heller leuchtenden Fläche, die erstere aufsuchen würde.

Wir brauchen die Größe der Reizfläche der Sonne nicht in Beziehung zum Facettenauge zu setzen, da diese selbstverständlich bedeutend umfangreicher als der gesehene Körper der Sonne selbst ist infolge der durch das intensive Licht auf dem Auge erzeugten Zerstreuungskreise. Kein Organismus, der überhaupt lichtempfindlich ist, wird diese Lichtquelle wegen ihrer Kleinheit nicht wahrnehmen. Außerdem müßte ja nicht nur die Sonne selbst als Reizlicht wirken, sondern ebenso eine vielleicht die Hälfte des Horizonts einnehmende grell beleuchtete Wolke. Daß endlich die Helligkeit der beleuchteten Fläche und nicht die Größe derselben ausschlaggebend ist, das habe ich an einer anderen Stelle (S. 37) darzulegen versucht.

Daß aber unter zwar abnormen, aber doch durch die Natur gegebenen Verhältnissen ein schädlicher Lichttrieb über einen nützlichen Nahrungstrieb siegen kann, dafür ein Beispiel, das ich im August 1908 beobachtet habe: Es traten damals im Zell am Seer-Tal im Kronland Salzburg plötzlich ungeheure Mengen von Kohlweißlingen auf. Nach etwa 14 Tagen waren diese Tiere größtenteils in der Ebene verschwunden, dagegen fand ich sie zu Millionen sterbend oder tot sowohl auf den zusammenhängenden Gletscherflächen der Hohen Tauern wie auf den vereinzelt Schneeflecken des Steinernen Meeres und der südlichen Hochkaltergruppe. Wurden die Schmetterlinge vom hell leuchtenden Schnee vom Tal aus angezogen oder von vertikalen Luftströmungen in die Höhenregionen passiv verfrachtet? Ich glaube eher, daß das Letztere der Fall war, wenn auch gerade in dieser Zeit nur wenig Wind wehte. Man kann sich nämlich nicht vorstellen, die kleinen oft noch dazu von der Ebene aus nicht sichtbaren Schneeflecken der nördlichen Kalkalpen hätten auf eine so große Entfernung eine solche Anziehungskraft ausgeübt. Dazu ist das optische Auflösungsvermögen der Arthropodenaugen wohl nicht groß genug.¹⁾ Dagegen ist bekannt,

1) Vgl. DEMOLL, R., Die Physiologie des Facettenauges, in: *Ergebn. Fortschr. Zool.*, Vol. 2, 1910. — Ders., *Die Sinnesorgane der Arthropoden*, Braunschweig 1915. — EXNER, S., *Die Physiologie der facettierten Augen*. — Wien 1891. — v, HESS, C., *Vergleichende Physiologie des*

daß im Gebirge nicht nur nach Sonnenuntergang der kalte Fallwind oder Bergwind weht, sondern auch nach Sonnenaufgang warme Luftströmungen aufsteigen. Diese Luftströmungen können, von entsprechenden horizontalen Winden, die sich an einer Bergwand „fangen“, unterstützt, in ihrer Wirkung so sehr gesteigert werden, daß ihnen eine hohe Bedeutung für den Schwebeflug nicht nur der Schmetterlinge, sondern auch der Vögel zukommt. Das habe ich an anderer Stelle darzulegen versucht.¹⁾ Neuere meteorologische Beobachtungen in den Alpen und in Amerika geben vertikale Aufwärtsströmungen der Luft von 8, ja sogar 10 Sek.-Meter an.

Im Gebiet der 1842 m hohen Hochwiesalm, die zwischen dem großem Palfelhorn und dem Hundstod, also an der Westseite des Steinernen Meeres liegt, konnte ich folgende merkwürdige Beobachtung stundenlang machen: Die in solcher Höhe befindlichen Schmetterlinge flogen bei Windstille und warmem sonnigen Wetter aus dem nahrungspendenden Grün einer Alpenmatte zu ihrem Schaden in die daneben liegenden glänzenden Schneeflecke, wo sie massenhaft zugrunde gingen. Die Verfrachtung der Schmetterlinge aus der Ebene zur Höhe war also passiv durch aufsteigende Luftströmungen erfolgt. Von den Alpenmatten in die Schneeflecke flogen dagegen die Schmetterlinge aktiv, angezogen durch den Lichtreiz, der über ihren Nahrungstrieb siegte.

7. Gibt es außer Heliotropismus einen besonderen zwangsmäßigen Orientierungssinn zum Licht oder eine besondere Unterschiedsempfindlichkeit?

LOEB hat zum Beweise seiner Auffassung von dem rein zwangsmäßigen Geschehen bei der phototropischen Reaktion noch einige Versuche angeführt. Er selbst beruft sich auf folgende, an den Raupen des Goldafters, *Porthesia chrysorrhoea*, gemachte Experimente. 1. In einem auf dem Tisch liegenden, senkrecht zur Fensterfläche orientierten Reagenzglas wandern die Raupen zum Licht. 2. Diese positiv phototropischen Tiere sammeln sich, wenn die Fensterseite

Gesichtsinns, Jena 1912. — Ders., Untersuchungen zur Physiologie der Stirn- und Fühleraugen bei Insekten, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 181, p. 1 ff., 1920.

1) ERHARD, H., Der Tierflug mit einem Ausblick auf die Entwicklung des menschlichen Flugwesens, in: IXe Congr. internat. Zool. Monaco 1913, Rennes 1914. — Ders., Der Flug der Tiere, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 23. Vers., Bremen 1913.

des Reagenzglases mit einem schwarzen Karton bedeckt wird, an der Grenze zwischen Hell und Dunkel an und sind nicht über das ganze Hell verteilt (Fig. L). 3. Wird die Fensterseite des Reagenzglases beschattet, die dem Fenster abgewandte Seite dagegen der Sonne ausgesetzt, so kriechen die Raupen nach LOEB zu der, wenn auch lichtärmeren, Fensterseite. Er schließt daraus, daß diese Tiere nicht zum Fenster gehen, weil sie hell-liebend sind, sondern daß eine zwangsmäßige Orientierung besteht, die sie lenkt (Fig. M).

F ————— F

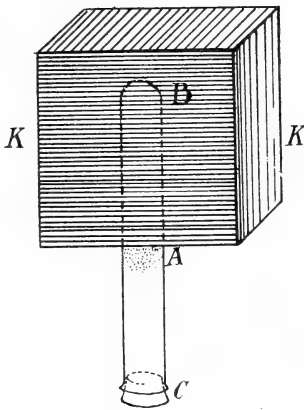


Fig. L.

Fig. L. „Ansammlung positiv heliotropischer Tiere bei A, an der Grenze des vom Karton KK bedeckten und unbedeckten Teiles des Reagenzglases BC.“ FF Fenster. (Aus LOEB.)

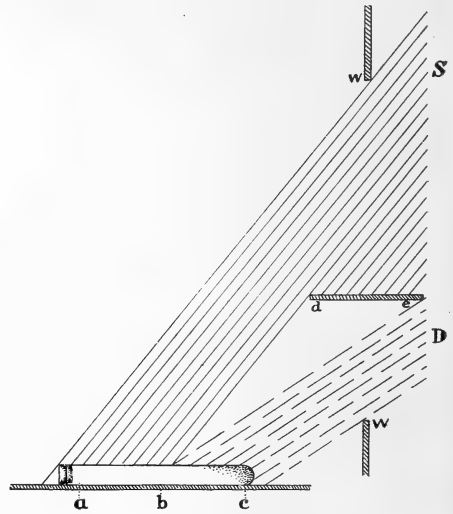


Fig. M.

Fig. M. Angeblicher „Beweis, daß positiv heliotropische Tiere auch dann zur Lichtquelle wandern, wenn sie dabei aus dem Sonnenlicht in den Schatten gelangen. Positiv heliotropische Tiere sind zu Anfang des Versuches bei a an der Zimmerseite des Reagenzglases gesammelt, wo sie vom Sonnenlicht S getroffen werden. Sie wandern gegen das Fenster WW, durch welches das Licht einfällt. Die an der Fensterseite gelegene Hälfte bc des Reagenzglases ist im Schatten, da der hölzerne Schirm de das direkte Sonnenlicht von diesem Teil des Reagenzglases abhält. Nichtsdestoweniger gehen die Tiere alle nach c, wo sie dauernd bleiben.“ (Aus LOEB.)

HESS¹⁾ hat eingehende Versuche mit *Porthesia* gemacht und ist zu ganz anderen Ergebnissen und Schlüssen als LOEB gekommen. Ich verweise hier nur auf seine Arbeit.

1) v. HESS, C., Über Lichtreaktionen von Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 117, p. 57 ff., 1919.

Ich habe die gleichen Versuche wie LOEB mit zwei positiv phototropischen niederen Krebsen, *Cyclops strenuus* und *Ceriodaphnia reticulata*, wiederholt. Versuch 1 und 2 hatte das gleiche Ergebnis wie bei LOEB. Aus Versuch 1 folgt lediglich, daß diese Krebschen positiv phototropisch sind, ebenso aus Versuch 2. Bei 2 besteht keinerlei Grund dafür, daß sich die Tiere ganz gleichmäßig im Hellen verteilen, denn die Helligkeit ist nicht gleichmäßig verteilt, sondern ist an der Grenze von Hell und Dunkel am größten, da diese Stelle dem Fenster am nächsten ist. Bei Versuch 3 endlich erhält man genau das entgegengesetzte Ergebnis wie LOEB, wenn man den von LOEB gemachten Fehler beseitigt. In dem besonnten Teil des Gefäßes wirken nämlich nicht nur die Licht-, sondern auch die Wärmestrahlen der Sonne auf die Tiere ein, und zwar werden sie von dem kreisrunden Gefäß wie mit einem Brennspiegel auf die Versuchstiere geworfen. Ich habe, um die störende Wirkung der Wärmestrahlen zu beweisen, folgende Versuche angestellt: a) es wurde bei gleichmäßig beleuchtetem Reagenzglas, b) bei ungleich beleuchtetem Glas die eine Seite erwärmt. Die Tiere flohen die Wärme, c) es wurde bei der LOEB'schen Versuchsanordnung die Wirkung der Wärmestrahlen dadurch aufgehoben, daß entweder das ganze Versuchsgefäß mit Wasser oder Äther überrieselt wurde, oder daß ich zwischen Lichtquelle und Versuchsgefäß ein Wassergefäß einschaltete. Bei c) sammelten sich aber sämtliche Tiere immer im besonnten Teile des Glases, obwohl dieser vom Fenster weiter entfernt war.

Ich verwandte ferner auch negativ phototropische Tiere bei entsprechender Versuchsanordnung, und zwar *Tubifex*, *Nephelis vulgaris* und *Planaria gonocephala*. Dazu bediente ich mich, um die störende Lichtbrechung des runden Reagenzglases zu vermeiden, planparalleler Gefäße. Bei 1 suchten diese Tiere die vom Fenster entfernteste dunkelste Stelle auf, bei 2 den hintersten Winkel des mit dem Karton bedeckten Reagenzglases, also auch den dunkelsten Ort. Den Versuch 3 machte ich mit ziemlich großen Gefäßen, die unmittelbar zuvor frisches Wasser erhalten hatten. Da die beschriebenen Tiere sehr rasch reagieren, so kam in dieser kurzen Zeit eine merkliche Erwärmung der Sonnenseite des Gefäßes nicht in Betracht. Immerhin überrieselte ich auch hier das Versuchsgefäß oder setzte ihm ein Wassergefäß vor. Stets eilten die drei negativ phototropischen Tierarten in den auf der Fensterseite befindlichen Schatten.

Auch aus dem in Fig. E (S. 12) abgebildeten Versuch mit

Volvox erhellt, daß es außer Tropismen hier keine besondere zwangsmäßige Orientierung zum Lichteinfall gibt. Die Kolonien sammeln sich nämlich gerade an der von den Lichtquellen entferntesten Stelle, weil diese die hellste im Gefäß ist.

Mit beiden Versuchsreihen glaube ich gezeigt zu haben, daß LOEB einem Versuchsfehler zum Opfer gefallen ist.

Damit ist die Lehre LOEB's hinfällig, es gebe eine besondere zwangsmäßige Orientierung zum vermeintlichen Ort der Lichtquelle außer der zu erwartenden heliotropischen Reaktion. Übrigens, gesetzt den Fall, es gäbe diese besondere Orientierung wirklich, so könnten wir sie nie und nimmermehr maschinenmäßig zwangsmäßig erklären. Wir haben doch die Tiere zu übertölpeln versucht, indem wir die Lichtquelle an die falsche Seite brachten. Es ist klar, daß ein zwangsmäßig oder instinktiv heliotropisch reagierendes Tier in diese Falle gehen muß, wenn es nicht durch „Überlegung“ die Falle merkt und ihr entweicht. Eine auf Überlegung gegründete Handlung ist aber bewußte Willenshandlung, also die Eigenschaft einer „kapriزيösen Tierseele“. Wie gut für J. LOEB, daß der Versuch in Wirklichkeit anders verläuft, als er glaubt!

Von LOEB und von manchen Tierpsychologen wird beim Verhalten tropistischer Tiere unterschieden zwischen dem Tropismus selbst und der Unterschiedsempfindlichkeit. HESS¹⁾ (a. a. O., p. 432) hat dagegen betont, daß Tiere, die nicht unterschiedsempfindlich wären, überhaupt keine Lichtreaktionen zeigen könnten. M. a. W. die Unterschiedsempfindlichkeit ist die selbstverständliche Voraussetzung einer tropistischen Reaktion. Wir müssen dabei nur die Unterschiedsempfindlichkeit einteilen in eine solche auf gleichzeitig erfolgende Reize und eine solche auf zeitlich nacheinander angewandte Reize. Zur ersteren gehört das optische Auflösungsvermögen; die letztere wird durch die Unterschiedsschwelle bestimmt.

Selbst wenn man annimmt, daß LOEB Tropismen und Unterschiedsempfindlichkeit nicht als eines das andere ausschließend betrachtet, sondern nur glaubt, solche Tiere, die unterschiedsempfindlich seien, würden auf kleinere Unterschiede tropistisch reagieren, so liegt auch hierin ein Fehler. HESS hat nämlich durch Messungen nachgewiesen, „daß die Lichtstärkenunterschiede, durch die manche

1) v. HESS, C., Untersuchungen über den Lichtsinn mariner Würmer und Krebse, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 155, p. 421 ff., 1914.

„phototropischen“ Tiere zu bestimmten Bewegungen veranlaßt werden, im allgemeinen nicht größer, ja zum Teil kleiner sind als jene, die bei den als „unterschiedsempfindlich“ bezeichneten Tieren bestimmte Bewegungen auslösen“ (a. a. O., p. 432).

HESS (a. a. O., p. 433) fährt dann in seiner Kritik fort: „Auch die Bezeichnung unterschieds„empfindlich“ kann leicht zu irrigen Vorstellungen und damit zu Verwirrung führen. Denn wenn manche Tiere auf kleinere Lichtstärkenunterschiede reagieren als andere, so besagt das natürlich nicht, daß sie in höherem Maße für Lichtstärkenunterschiede empfindlich sind als solche, die erst auf viel größere Lichtstärkenunterschiede reagieren oder durch solche überhaupt nicht zu Bewegungen veranlaßt werden. Die Empfindlichkeit für Lichtstärkenunterschiede kann bei einem Tiere, das gar keine Lichtreaktionen zeigt, ebenso groß oder noch größer sein als bei solchen Tieren, die schon auf verhältnismäßig geringfügige Lichtstärkenunterschiede mit lebhaften Bewegungen antworten; hängt doch der Eintritt der Lichtreaktionen nicht von der „Empfindlichkeit“ der Tiere für Lichtstärkenunterschiede ab, sondern lediglich davon, ob bzw. inwieweit die Ausbildung einer solchen Reaktion für die Tierart von Vorteil sein kann.“

Gerade damit ist aber wiederum bewiesen, daß die Tropismen nicht rein mechanisch verlaufen, sondern durch die biologische Abgestimmtheit des betreffenden Tieres beeinflusst sind. Diese Abgestimmtheit kann entweder in der „Adaptation“ des betreffenden Sinnesorgans beruhen oder vom Alter, Ernährungszustand usw. des Tieres abhängen oder endlich im Tier durch Lebensgewohnheiten festgelegt sein, die letzten Endes durch immer wiederkehrende nützliche oder schädliche Einflüsse der Außenwelt bedingt sind und sich zu Instinkthandlungen verdichtet haben.

8. Ist die Größe der beleuchteten Fläche von Einfluß auf den Tropismus?

An einer anderen Stelle sagt LOEB, die Größe einer beleuchteten Fläche sei von Einfluß auf die tropistische Reaktion. Er erwähnt Versuche von PARKER¹⁾, nach denen *Vanessa*-Raupen, die im Zimmer von der einen Seite mit einer Glühlampe, von der anderen Seite vom Fenster aus beleuchtet werden, bei gleicher

1) PARKER, G. H., The phototropism of the Mourning-cloak Butterfly, *Vanessa antiopa* LINN., Mark. Annivers., Vol. 12, p. 453 ff., 1903.

Intensität beider Lichtquellen zur größeren Lichtquelle, zum Fenster, kriechen. Der Versuch ist nicht beweisend, da niemand durch den bloßen Augenschein feststellen kann, ob die beiden Lichtquellen wirklich gleich gewesen seien, auch Reflexlichter und andere störende Nebenwirkungen von PARKER nicht ausgeschaltet wurden. Von der Unrichtigkeit dieser Theorie kann man sich sehr leicht überzeugen. In einem Gefäß, dessen Mitte ganz verdeckt, dessen rechte Seite einen kleinen hell erleuchteten Ausschnitt hat, während auf der linken Seite eine größere Fläche mäßig hellem Licht ausgesetzt ist, sammeln sich die positiv phototropischen Tiere im hellsten Teil. Mit Hilfe des von HESS¹⁾ (a. a. O., p. 425) angegebenen Doppeltunnels läßt sich dies besonders schön beweisen. Links und rechts vom Versuchsgefäß befinden sich verschiebbliche Lichtquellen, deren Stärke man zuvor mit Hilfe eines Dreiecksspiegels, der ihr Licht auf eine weiße Fläche wirft, vergleicht. Angenommen, es sei vor die linke Lichtquelle ein kleinerer Ausschnitt gesetzt, als vor die rechte, so gehen positiv phototropische Tiere stets nach links, wenn durch Näherrücken des linken Lichtes dessen Licht auch nur wenig stärker ist.

9. Gibt es eine tropistische Reaktion nach dem Parallelogramm der Kräfte?

Als Beweis für das rein physikalische Verhalten eines negativ phototropischen Tieres führt LOEB (a. a. O., p. 473) folgenden Versuch von BOHN²⁾ an: *Littorina rudis* bewegt sich „im Allgemeinen auf einen schwarzen Schirm hin, von einem hellen Schirm fort. Er konnte dabei die theoretisch wichtige Tatsache feststellen, daß die anziehenden Wirkungen von schwarzen Schirmen sich wie die Kräfte in der Mechanik verbinden. Eine *Littorina*, die zwischen zwei anziehende dunkle Schirme S und S_1 (Fig. N) gesetzt wird, wird von beiden angezogen und bewegt sich infolgedessen zwischen beiden, dem Parallelogramm der Kräfte entsprechend. Das Tier stellt sich

1) v. HESS, C., Untersuchungen über den Lichtsinn mariner Würmer und Krebse, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 155, p. 421, 1914.

2) Die zusammenfassenden Arbeiten BOHN's, in denen er seine mechanistische Auffassung entwickelt, sind (zitiert aus KAFKA, G., Einführung in die Tierpsychologie, Vol. 1, Leipzig 1914): BOHN, G., Les tropismes, in: CR. 6me congr. intern. psychol. Genève, 1909. — Ders., La naissance de l'intelligence, Paris 1909. — Ders., La nouvelle psychologie animale, Paris 1910.

so ein, daß beide Augen gleichmäßig erleuchtet sind. Die theoretische Bedeutung dieser Tatsache liegt darin, wie BOHN in seinem Vortrag vor dem Genfer Psychologenkongreß 1909 ausgeführt hat, daß es die anthropomorphe Auffassung des Heliotropismus durch die mechanistische Auffassung ersetzt. Psychologen hatten nämlich wiederholt behauptet, daß, wenn ein Tier zum Lichte gehe, es sich um dieselbe Erscheinung handle, wie wenn ein müder und in die Irre gegangener Wanderer von dem erleuchteten Fenster einer Hütte veranlaßt wird, sich zu dem Licht zu bewegen. BOHN weist mit Recht darauf hin, daß, wenn ein solcher Wanderer zwei erleuchtete Häuser sieht, er nicht zwischen beiden nach dem Parallelogramm der Kräfte durchmarschiert, sondern das eine aufsucht.“

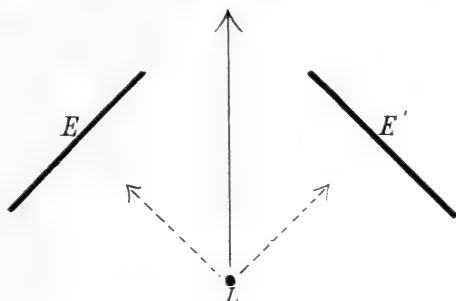


Fig. N. „Verhalten einer *Littorina* *L.*, die zwei dunklen Schirmen *E* und *E'* ausgesetzt wird. Das Tier bewegt sich in der Richtung des Pfeiles zwischen beiden, dem Parallelogramm der Kräfte entsprechend.“ (Nach BOHN aus LOEB.)

Da es mir in absehbarer Zeit nicht möglich sein wird, *Littorina* zu untersuchen, so mußte ich mich damit begnügen, entsprechende Versuche an anderen Tieren anzustellen. Ich verwandte dazu Planarien, die bekanntlich ebenso wie *Littorina* den Schatten von Steinen aufsuchen, und zwar die Arten *Planaria gonocephala*, *Polycelis nigra*, *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria alpina*. Wurden zwei dunkle Schirme so aufgestellt, daß sich die Tiere genau in der Mitte befanden oder wurden die Tiere in die Mitte des Gefäßes gebracht und von zwei Seiten her die Seiten des Gefäßes abgedeckt, so bewegte sich stets ungefähr die gleiche Menge von Tieren nach jeder dunklen Stelle. Nie aber kam es vor, daß Tiere nach dem Parallelogramm der Kräfte zwischen den zwei Verdunklungsstellen im Licht weiterkrochen.

Ich hätte mir diese Versuche sparen können, denn wer auf dem Standpunkt steht, daß auch dem Naturforscher das Recht logischer

Schlußfolgerung zusteht, der kommt zu folgenden Schlüssen: Ist die mechanistische Auffassung richtig, so gilt sie selbstredend nicht nur für den Heliotropismus, sondern für alle Tropismen, z. B. auch für den Chemotropismus. M. a. W. ein zwischen zwei Fleischtöpfe gesetztes niederes Tier wird sich nach dem Parallelogramm der Kräfte verhalten und verhungern. Oder ein niederes Tier wird, wenn es von einer schädlichen Einwirkung sei es durch die leblose Natur, sei es durch einen lebenden Feind betroffen wird, von zwei Zufluchtsstätten keine von beiden aufsuchen.

In neuerer Zeit hat v. BUDDENBROCK¹⁾ (a. a. O., p. 342—343) gelegentlich seiner interessanten Versuche über die Lichtreaktionen der Heliciden negativ phototropische Schnecken vor einen halbkreisförmigen Schirm gesetzt, dessen Mitte weiß und dessen Seitenteile schwarz waren. Nach dem Parallelogramm der Kräfte hätten diese Tiere wie die Littorinen BOHN's ins Weiße gehen müssen. Sie krochen aber auf die schwarzen Stellen zu. Ebenso hat v. BUDDENBROCK²⁾ gezeigt, daß die positiv phototropischen Raupen von *Vanessa urticae*, zwei Lichtern ausgesetzt, stets auf das eine zukriechen und nie in der Resultante sich fortbewegen.

10. Schlußfolgerung aus 9. WUNDT's und PAULSEN's Vorstellung des Lebendigen.

In einen Fehler verfällt nicht nur LOEB, sondern man trifft ihn häufig bei „exakten“ Naturforschern an. Jeder, der die rein mechanistische Auffassung ablehnt, wird in den Verdacht anthropomorpher Auffassung gebracht. Wir bleiben bei dem Beispiel BOHN's. Gerade der Krieg hat tausendfache Beweise dafür erbracht, daß der Mensch, falls ihm in Not und Gefahr zwei Zufluchtsstätten winken, imstande ist, unter Opferung seines eigenen Lebens, einer sittlichen Idee willen, den Schutz zu meiden und nach dem Parallelogramm der Kräfte ins Verderben zu gehen. Das Tier dagegen oder der Mensch im Zustand des animalischen Triebes wird den einen oder den anderen Schutz aufsuchen. „Wer die belebte und unbelebte Natur als ein ununterbrochenes Ganzes ansieht“ —

1) v. BUDDENBROCK, W., Versuch einer Analyse der Lichtreaktionen der Heliciden, in: Zool. Jahrb., Vol. 37, Physiol., p. 313 ff., 1920.

2) v. BUDDENBROCK, W., Lichtkompaßbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen, in: SB. Heidelberg. Akad. Wiss., Jg. 1917.

um mit LOEB zu sprechen —, der wird sich weder von einer mechanistischen Auffassung allein, noch von einer anthropomorphen Auffassung allein, noch von beiden allein befriedigt fühlen. Er wird, glaube ich, finden, daß es auch noch eine animale Auffassung gibt. Das Leben in seiner höchsten Entfaltung ist beherrscht nach allen drei Leitgedanken. Zwischen ihnen bestehen graduelle, nicht prinzipielle Unterschiede. Bei den niedersten Organismen aber gesellen sich schon zu den mechanischen Reaktionen animale.

Der Unterschied zwischen Leblosem und Lebendem besteht nach WUNDT¹⁾²⁾ darin, daß alles Lebendige Selbsterhaltungstrieb besitzt, den Willen zum Leben. WUNDT¹⁾ (a. a. O., p. 325) bezeichnet die einfachsten Lebensäußerungen als Willenshandlungen, indem er z. B. sagt: „Das Protozoon erscheint als ein in allen seinen Teilen nach Willensimpulsen handelndes Wesen: wie beinahe jeder Teil dem anderen gleichwertig ist, so ist es auch in seiner ganzen Leibesmasse ein einziger, von einheitlichen Willensakten bestimmter Organismus.“ Der Wille veranlaßt Betätigung, diese schafft im Körper eine Disposition, die sich morphologisch fixiert und übertragbar sein soll. PAULSEN³⁾ (a. a. O., p. 210—211) sagt bei Schilderung des WUNDT'schen Gedankenganges: „Dadurch wird diese Betätigung mechanisiert und der Wille für neue, höhere Betätigung entlastet, ähnlich wie wir auch auf höherer Entwicklungsstufe ursprünglich willkürliche in gewohnheitsmäßige und zuletzt in automatische Tätigkeit übergehen sehen. So wäre die Organisation gleichsam erstarrte Willenstätigkeit. Natürlich sind die Erfolge nicht vorher in einer Vorstellung als Absicht vorhanden gewesen; der Wille war in jedem Augenblick allein auf diese Betätigung gerichtet. Aber die Wirkungen gingen über das nächste Ziel hinaus; ein Verhältnis, das wir auch noch auf der höchsten Entwicklungsstufe, im geistig geschichtlichen Leben wiederfinden, wo ebenfalls die Wirkungen regelmäßig über die nächst gewollten Ziele hinausgehen. So entstehen Sitten, Rechtsnormen, feste Lebensformen aller Art; der Wille ist unmittelbar allein auf ein nächstes gegenwärtiges Ziel gerichtet, aber durch die Betätigung bringt er zugleich als unbeabsichtigten Erfolg Gewöhnung, Prädisposition, Habitus, zuletzt

1) WUNDT, W., System der Philosophie, Leipzig.

2) WUNDT, W., Vorlesungen über Menschen- und Tierseele, 6. Aufl., Leipzig 1919.

3) PAULSEN, F., Einleitung in die Philosophie, 29.—30. Aufl., Stuttgart 1919.

festen übertragbaren Form hervor. WUNDT hat für dieses eigentümliche Verhältnis den Begriff der Heterogenie der Zwecke gebildet.“

„In diesem Sinne kann man nun auch die Gestalt der lebenden Wesen als Ergebnis einer Zwecktätigkeit bezeichnen, der Zwecktätigkeit nämlich aller an der Entwicklung beteiligten Individuen. An keinem Punkt der Entwicklung war eine Vorstellung von der künftigen Form vorhanden, dennoch aber ist sie das Ergebnis des Willens und Strebens selbst, und sofern sein jedesmaliges Ziel in der Richtung des durch die Gesamtentwicklung erreichten objektiven Zieles lag, ist das Ziel auch ein subjektiv gewolltes.“

Es ist nicht unsere Aufgabe, hier diesen großartigen Gedankengängen, was die Frage der Vererbung und die Theorie DARWIN'S betrifft — denn im Hinblick auf dieselbe sind sie in erster Linie entwickelt —, näher nachzugehen. Für die Tropismenlehre geht aus ihnen folgendes hervor: LOEB hat Unrecht. 1. Wenn er glaubt, daß bei einer Willenshandlung der Erfolg oder das Ziel vor oder während der Handlung bekannt sein müsse. 2. Wenn er glaubt, daß Instinkthandlungen ohne Willen verliefen, ja daß Instinkt- und Willenshandlungen sich ausschließen. 3. Wenn er glaubt, daß Wille immer bewußter „freier“ Wille sein müsse und daß seine philosophischen Gegner so töricht seien, den „freien“ Willen auch schon den niedersten Tieren zuzusprechen. Für LOEB sind die Tropismen zwangsmäßig nur nach den Gesetzen von Physik und Chemie mechanisch verlaufende Vorgänge. Für uns sind sie durch die Lebensbedingungen und durch den Willen instinktmäßig festgelegte Lebensbedingungen. Dabei sind wir selbstverständlich keine Anhänger einer besonderen mystischen Lebenskraft. Wir sehen nur eben eine Erklärung des Lebens als fehlerhaft, verkehrt, oder wenigstens einseitig an, die lediglich die uns bisher bekannten Gesetze der Mechanik allein gelten läßt und in ihre Zwangsjacke, koste es was es wolle, Lebensvorgänge einzwängen will. Das wird uns klar, wenn wir die mechanische Erklärung heliotropischer Versuche von LOEB mit eigenen weiteren Versuchsergebnissen vergleichen.

11. Mechanik des Heliotropismus nach LOEB.

LOEB (a. a. O., p. 463) sagt: „Wenn ein bilateral symmetrisches Tier einseitig von einer Lichtquelle getroffen wird, so ist die photochemische Reaktionsgeschwindigkeit auf dieser Seite größer als auf der anderen. Wir machen nun die Annahme, daß die heliotropische

Wirkung von der Masse eines oder mehrerer bei der photochemischen Reaktion gebildeten Produkte abhängt. Dieses Produkt bewirkt Zustandsänderung im Nervensystem des Tieres, und die Größe dieser Änderung variiert mit der Masse des gebildeten Reaktionsproduktes. Wenn nun ein Tier seitlich vom Licht getroffen wird, so wird eine Hälfte des Nervensystems in stärkeren „Phototonus“ geraten als die andere. Wenn bei einem solchen Tiere Impulse zu einer Lokomotion stattfinden, so wirken die Impulse nicht wie gewöhnlich auf beiden Seiten des Tieres in gleicher Weise, sondern die mit beiden Hirnhälften verbundenen Muskeln werden verschieden stark arbeiten. Diese Auffassung kann sich auf eine Analogie berufen, nämlich auf die Hunde, welche eine ausgiebige Verletzung einer Hemisphäre erlitten haben. Wenn solche Tiere sich in Bewegung setzen, so haben sie die Neigung, nach der operierten Seite hin aus einer geraden Linie abzuweichen. Dasselbe findet bei dem heliotropischen seitlich beleuchteten Tiere statt: statt geradeaus zu gehen, weicht es aus der Geraden ab. Bei positiv heliotropischen Tieren ist die Energieentfaltung stärker für die Muskeln, welche den Kopf nach der Lichtquelle hinwenden und für die negativ heliotropischen ist sie schwächer für diese Muskeln. Beide Klassen von Tieren werden also durch die seitliche Beleuchtung gezwungen, aus der geraden Richtung der Progressivbewegung abzuweichen. Das wird so lange dauern, bis die Symmetrieebene in die Lichtquelle fällt, vorausgesetzt, daß nur eine Lichtquelle vorhanden ist. Dann werden symmetrische Oberflächenelemente unter gleichem Winkel von den Strahlen getroffen, die photochemische Reaktionsgeschwindigkeit ist auf beiden Seiten die gleiche, und das Licht erlaubt dem Tier, sich geradlinig weiter zu bewegen.“

Weiterhin erwähnt LOEB (a. a. O., p. 467) Versuche von HOLMES¹⁾, PARKER²⁾ und RÁDL³⁾, aus denen hervorgeht, daß positiv phototropische Tiere, deren eines Auge bedeckt wurde, mit der anderen Seite um das Lichtzentrum sich bewegten. LOEB schreibt dazu: „Die Erklärung liegt wohl darin, daß das Schwärzen eines Auges das Tier in denselben Zustand bringt, wie Entfernung oder Schädigung.“

1) HOLMES, S. J., Phototaxis in Amphipoda, in: *Americ. Journ. Physiol.*, Vol. 5, p. 211—234, 1901.

2) PARKER, G. H., The phototropism of the Mourning-cloak Butterfly, *Vanessa antiopa* LINN., *Mark Annivers.*, p. 453—469, 1903.

3) RÁDL, E., Über die Anziehung des Organismus durch das Licht, in: *Flora*, Vol. 93, p. 167, 1904.

gung einer Gehirnhälfte. LOEB¹⁾ hatte nämlich schon früher beobachtet, daß, wenn man einer Stubenfliege die linke Gehirnhälfte exstirpiert, die Fliege bei ihren Progressivbewegungen nicht mehr geradeaus geht, sondern die Tendenz hat, sich im Kreise zu bewegen, wobei die unverletzte Seite gegen das Zentrum gewendet ist.“

„Diese Tatsachen stützen die hier vorgetragene Theorie der Lichtwirkung, nämlich, daß seitliche Beleuchtung bei niederen Tieren ähnlich wirkt wie die einseitige Großhirnverletzung beim Hunde. Strömen die Innervationen beiden Körperhälften gleichmäßig zu, wie das bei der normalen Progressivbewegung der Fall ist, so arbeiten die Muskeln, die mit der verletzten Großhirnhälfte in gewisser Weise verbunden sind, schwächer als die der anderen Seite und es kommt zur Drehung.“

12. Eigene Versuche an Planarien. Schlußfolgerung.

Ich machte, um die Richtigkeit dieser mechanistischen Erklärung zu prüfen, Versuche an den negativ phototropischen Planarien *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra*. Das Ergebnis soll hier kurz mitgeteilt werden; die Versuche werden in einer besonderen Arbeit noch eingehend beschrieben werden.

1. Schneidet man einer der beiden Planarien das Auge — bzw. die Augen — der einen Seite ab, ohne das Gehirn zu treffen — was bei *Polycelis* mit den randständigen Augen leicht gelingt —, so krümmt das Tier die operierte Seite ein und dreht sich in der Richtung derselben. 2. Werden die Schnitte bis zur Mittellinie geführt, so daß die eine Gehirnhälfte mit entfernt ist, so erfolgt die gleiche Reaktion. 3. Ein Ausschneiden der einen Gehirnhälfte ohne Zerstörung der Augen der betreffenden Seite ist nicht möglich, aber auch nicht nötig, denn das betreffende Auge wäre ohne sein Gehirnzentrum doch für das Tier blind. 4. Kurze Zeit nach der Operation gewöhnt sich das Tier wieder daran, geradeaus zu kriechen. 5. Belichtet man ein operiertes Tier, das sich von dem Eingriff erholt hat, einseitig, so reagiert es negativ phototropisch nur dann, wenn seine augentragende Kopfseite erhellt wird. 6. Zerstört man die Nervenversorgung der einen Körperhälfte, indem man die Halsseite der betreffenden Seite durchschneidet, so dreht sich das Tier nach

1) LOEB, J., Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1889.

der nicht operierten Seite. 7. Tiere, denen die eine Halsseite durchtrennt ist, erholen sich auch bald und kriechen dann normal geradeaus. 8. Wird einem Tier, dem eben das eine Auge ausgeschnitten worden war, einseitig der Hals eingeschnitten, so wirkt ein Einschnitt auf der gleichen Seite so, daß er die Augenreaktion aufhebt; es dreht nach der Augenseite. Ein Einschnitt auf der entgegengesetzten Seite wirkt fördernd auf die Reaktion. Das Tier dreht nach der operierten Seite. 9. Ist die Augenoperation schon vor längerer Zeit geschehen, hat sich das Tier von ihr also erholt, so erfolgt bei einem einseitigen Einschnitt in den Hals die gleiche Reaktion wie bei einem normalen augentragenden Tier.

Wir schließen aus diesem Ergebnis folgendes: Einseitige Augenoperation hat ein augenblickliches Einkrümmen der betreffenden Kopfseite infolge von Schmerz zur Folge. Dann wird bald durch Thigmotaxis am Boden oder das Gleichgewichtsorgan die Normalbewegung wieder hergestellt. Diese normale gerade gerichtete Bewegung bleibt so lange Zeit bestehen, als das einseitig geblendete Tier von gleichmäßigem Licht getroffen wird, wenngleich hierbei die Belichtung insofern einseitig ist, als ja nur die eine Kopfseite sehend, die andere dagegen blind ist. (Es sind zwar auch noch ganz augenlose Planarienstücke lichtempfindlich, wie ich gleichfalls zeigen konnte, aber lange nicht so stark wie augentragende Tiere.) Werden jedoch Planarien, deren eine Kopfseite augenlos gemacht ist, plötzlich einseitig belichtet, so verhalten sie sich wie einseitig blinde Tiere, d. h. sie reagieren nur auf das Licht, wenn es die augentragende Kopfseite trifft. Bei einem einseitigen Einschnitt in den Hals erfolgt die „zweckmäßigste“ Fluchtreaktion, nämlich nach der anderen Seite. Überhaupt: schneiden wir auch sonst in das Tier an irgendeiner Stelle ein oder reizen wir es irgendwo mechanisch oder chemisch, so verhält es sich, wie schon PEARL ¹⁾ gezeigt hat, durchaus zweckmäßig gegenüber schädigenden Reizen. Sehr bald tritt jedoch, wenn das Tier „merkt“, daß ihm von der einen Seite keine Gefahr mehr droht, die normale Vorwärtsbewegung ein.

Nach der mechanischen Erklärung LOEB's hätten sich die Planarien folgendermaßen verhalten müssen: 1. Eine Planarie, deren eines Auge ausgeschnitten ist, muß sich nach der operierten Seite

1) PEARL, R., The movements and reactions of fresh-water planarians, in: Quat. Journ. microsc. Sc., Vol. 46, 1903.

bewegen. Es wird ja nur ihre Gegenseite von Licht getroffen. Bei negativ phototropischen Tieren ist aber nach LOEB „die Energieentfaltung für die Muskeln, welche den Kopf nach der Lichtquelle hinwenden, schwächer“, also muß eine Abwendung von der Lichtquelle, eine Drehung nach der operierten Seite stattfinden. Das ist, wie wir gesehen haben, tatsächlich der Fall. 2. Es ließe sich auch noch die Tatsache nach der Theorie LOEB's erklären, daß bei einseitiger Entfernung des Gehirns — sei es mit, sei es ohne gleichzeitige Entfernung des betreffenden Auges — die gleiche Reaktion eintritt. In beiden Fällen entsteht einseitige Blindheit wie bei 1. Der kausale Zusammenhang der Reaktion mit dem Muskeltonus ist aber ein ganz anderer, als LOEB annimmt, was aus folgendem hervorgeht:

Wenn beim Säugetier eine Großhirnhemisphäre erkrankt oder sonstwie ausfällt, so werden beide Augen nach der gleichen Seite abgelenkt, sie „blicken den Herd an“. Der Kopf wird in der Regel — nicht immer — im gleichen Sinne abgelenkt. Gleichzeitig tritt infolge der Kreuzung der Pyramidenbahn eine spastische Hemiplegie der Gegenseite des Körpers ein. Mit anderen Worten das Schwergewicht wird auf das gesunde Bein, das sich auf der Seite der erkrankten Hirnhälfte befindet, gelegt, und unter Umständen findet sogar eine Drehbewegung auf dem gesunden Bein nach außen statt. Also: bei Erkrankung der linken Hemisphäre (— diese Erkrankungsart ist beim Menschen die häufigere —), spastische Hemiplegie rechts, Schwergewicht und Drehung auf dem gesunden linken Bein. Es ist nun vor allem fraglich, ob diese am Säugetier gewonnenen Tatsachen überhaupt auf Wirbellose übertragen werden dürfen. Die Zusammenstellung BAGLIONI's¹⁾ zeigt, daß unsere Kenntnisse von der Physiologie des Nervensystems der Wirbellosen, namentlich auch der Planarien (a. a. O., q. 106 u. 107), dazu viel zu lückenhaft sind. Wenn wir einen Vergleich ziehen wollten, so müßten wir bedenken, daß bei den Wirbellosen keine Kreuzung der Nervenfasern vorhanden ist. Bei Ausschaltung der rechten Gehirnhälfte oder bei Durchtrennung des rechten Längsstammes in der Halsgegend müßte also eine „spastische Hemiplegie“ rechts, eine Schwergewichtsverlagerung und Drehung also nach links die Folge sein. Das ist auch in der Tat, wie in 6 erwähnt wurde, der Fall.

1) BAGLIONI, S., Physiologie des Nervensystems, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, p. 1—450, Jena 1913.

LOEB sagt aber, daß die Augenausschaltung bei Wirbellosen eine ebenso zwangsmäßige Reaktion hervorrufe wie die einseitige Gehirnoperation bei Wirbeltieren. Aus 4 erkennt man, daß dies nicht der Fall ist, sondern daß sich die einseitig geblendete Planarie rasch zur normalen Bewegung erholt, während beim Säugetier, dessen Gehirn einseitig erkrankt ist, die einseitige Lähmung festlegt und unheilbar ist. Nur bei einem plötzlich neuauftretenden Lichtreiz spricht die einseitig geblendete Planarie wieder an, wie in 5 gesagt wurde.

Zwischen der Reaktion auf eine einseitige Ausschaltung eines Sinnesorgans und der Reaktion auf eine einseitige Ausschaltung des Großhirns besteht überhaupt, wie wir gerade aus den Versuchen am Wirbeltier sehen, ein ganz tiefgreifender Unterschied. Einseitiger Verlust des Gehörs oder des Auges hat bekanntlich kaum eine Reaktion des Gesamtorganismus zur Folge. Am tiefgreifendsten wirkt einseitige Zerstörung des Gleichgewichtsorgans, die bekanntlich nicht nur kompensatorische Bewegungen des Körpers, sondern auch der Augen (Nystagmus) hervorruft.

Gewiß stehen die Reaktionen der wirbellosen Tiere mehr unter dem Banne der einzelnen Sinnesorgane als die der Wirbeltiere, weil bei den Wirbellosen die Korrektur bei Ausfall eines Sinnesorgans durch „Überlegung“ nicht so vollkommen ist. Die Reaktion ist deshalb eine hemmungslosere, wie z. B. die schönen Versuche von KÜHN¹⁾ an entstateten und geblendeten Flußkrebse gezeigt haben. Die Korrektur tritt aber auch hier bald durch „Aufklärung“ vermittelt der anderen Sinnesorgane ein mit Hilfe der „Gewöhnung“. Das zeigen die Versuche von KÜHN, nach denen bei einseitiger „Entstatung“ das Auge und Tastgefühl, bei einseitiger Blendung das Gleichgewichts- und Tastgefühl bis zu einem gewissen Grad die unnormale Bewegung korrigieren können. Wie schnell bei Planarien nach einseitiger Blendung Tast- und Gleichgewichtssinn die normale Vorwärtbewegung wieder veranlassen können, haben wir gesehen.

Haben wir somit erkannt, daß die Gehirnfunktion bei wirbellosen Tieren nicht in dem Maße im Banne der Sinnesorgane oder gar eines einzigen Sinnesorgans steht, wie LOEB glaubt, so ist fernerhin die Vorstellung LOEB's über die nur zwangsläufige motorische Weiterleitung des im Gehirn empfangenen Reizes auf die betreffende

1) KÜHN, A., Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen. Verhandl. d. deutsch. zool. Ges. in Freiburg, 1914, p. 262 ff., Berlin 1914.

Körperseite irrig. Es geht dies daraus hervor, daß schon sofort nach einseitiger Augenoperation — und erst recht längere Zeit darnach — (8 und 9) bei einseitiger Nervendurchtrennung am Hals die Tiere reagieren, wie wenn sie nicht geblendet wären. Man ersieht also, daß die eine Hälfte des Nervensystems nicht, wie LOEB glaubt, noch unter einem besonderen „Phototonus“ steht, sonst müßte die Reaktion auf Durchschneidung mindestens stark gehemmt oder gar aufgehoben sein, wenn ein Einschnitt auf der geblendeten Seite erfolgt, der Abkehr verlangt und erzielt.

Es kann also keine Rede davon sein, daß negativ phototropische Tiere wie Planarien unter einer Art von Zwangsherrschaft eines einzigen Sinnesorgans, des Lichtsinnesorgans, in dem Maße stehen, wie LOEB annimmt. Vielmehr bestehen auch bei denjenigen Tieren, die sich von einem bestimmten Sinnesorgan mehr leiten lassen als von den übrigen Sinnesorganen, folgende Wechselwirkungen der Sinnesorgane und der Enderfolge: Der eingewurzeltste Sinn im Tierreich ist im allgemeinen der Gleichgewichtssinn. Es wird nur, wie HESSE¹⁾ (a. a. O., p. 605) mit Recht sagt, „sein Vorhandensein nicht durch Kontrastwirkung“ im gewöhnlichen Leben erkannt, da dieses Organ „ständig in Funktion ist“ und „nicht ein- und ausgeschaltet werden kann wie die anderen Organe“. Die nach Ausschaltung oder Reizung eines einzigen Sinnesorgans beobachteten kompensatorischen Bewegungen der anderen Sinnesorgane sind Beispiele für ihr Zusammenwirken. Beispiele sind die kompensatorischen Augenbewegungen beim Flußkrebis nach KÜHN²⁾ oder der Nystagmus beim ROMBERG'schen Versuch am Menschen.³⁾

Was die Beziehungen der Sinnesorgane zur Körpermuskulatur betrifft, so ergibt sich ja beim einseitigen Entstaten von Frosch, Taube usw., daß dadurch direkt zwangsläufig der Tonus der Muskulatur der betreffenden Seite geschwächt wird. Das Tier neigt sich und dreht demnach nach der verletzten Seite.⁴⁾ Das Gleich-

1) HESSE-DOFLEIN, Tierbau und Tierleben. Bd. 1. Leipzig 1910.

2) KÜHN, A., Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. Freiburg, 1914, p. 262 ff., Berlin 1914.

3) Vgl. DENKER-BRÜNING's Lehrbuch der Krankheiten des Ohres und der Luftwege, Jena 1912.

4) Vgl. EWALD, J. R., Das Straßburger physiologische Praktikum (mit Ausschluß des chemischen Teils), Leipzig 1914. — KÜHN, A., Die Orientierung der Tiere im Raum, Jena 1919.

gewichtsorgan ist aber, namentlich beim höheren Tier, nicht nur ein Organ zur Orientierung im Raume, sondern gleichzeitig sozusagen ein Organ des „Muskelsinnes“, also mit den anderen Sinnesorganen insofern gar nicht zu vergleichen.

13. Wechselwirkung der Sinnesorgane. Korrektur bei Ausfall eines Sinnes durch einen anderen Sinn, durch Instinkt- und Willenshandlungen.

Wir sehen also, daß abgesehen von der zwangsläufigen Veränderung der Körperbewegung beim Ausfall des Gleichgewichtssinnes bei den Tieren bald eine Korrektur durch die übrigen Sinnesorgane einsetzt. Ja, KÜHN hat gezeigt, daß beim Flußkrebs selbst bei Entstatung eine Lagekorrektur durch den Gesichts- und Tastsinn bis zu einem gewissen Grad möglich ist. In ihrer Wirksamkeit stufen sich nach KÜHN am Flußkrebs diese drei Sinne so ab, daß der wirksamste für die Beibehaltung der normalen Lage der Gleichgewichtssinn ist, dann folgt der Tastsinn und endlich der Lichtsinn. Ähnliches ist bei anderen wirbellosen Tieren, z. B. bei Planarien, und unter den Wirbeltieren bei Fischen nachgewiesen worden. Für die Rheotaxis der Fische kommen z. B. nach STEINMANN ¹⁾ (a. a. O., p. 283) „neben den optisch-taktilen auch die direkten Reize des Strömungsdruckes . . . in Betracht“. Daß endlich für geotropische Reize das Gleichgewichtsorgan am wichtigsten ist und unter Umständen das Lichtsinnesorgan fast keine oder keine Bedeutung für die Steuerbewegung haben kann, hat v. BUDDENBROCK ²⁾ an *Pecten* gezeigt (a. a. O., p. 349—352).

Diese Beobachtungen stehen, was die wechselseitige Wirkung der Sinnesorgane und die Deutung der tropistischen Reaktionen betrifft, in Einklang mit den Forschungen von STEINMANN ³⁾ über die Rheotaxis der Fische und Amphibien. Er faßt das Ergebnis seiner interessanten Versuche in die Worte zusammen (a. a. O., p. 241):

1) STEINMANN, P., Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. Freiburg, 1914, p. 278 ff., Berlin 1914.

2) v. BUDDENBROCK, W., Die Statocyste von *Pecten*, ihre Histologie und Physiologie, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Physiol., p. 301 ff., 1915.

3) STEINMANN, P., Über die Bedeutung des Labyrinthes und der Seitenorgane für die Rheotaxis und die Beibehaltung der Bewegungsrichtung bei Fischen und Amphibien, in: Verh. Naturf. Ges. Basel, Vol. 25, p. 212 ff., 1914.

„Zweiseitig symmetrische Tiere sind durch den bilateralen Bau ihrer Bewegungsmuskulatur für Lokomotion in gerader Linie eingerichtet. Die Beibehaltung des eingeschlagenen Weges wird ermöglicht durch gleichmäßige Arbeit der beiden Körperhälften. Jede Abweichung aus der Richtung reizt im Sinne der MACH-BREUER'schen Theorie das Labyrinth, das durch Erhöhung oder Herabsetzung des Tonus gewisser Muskelgruppen kompensatorische Reflexbewegungen hervorruft und dadurch das Tier wieder in seine Richtung zurückbringt. Auf diese gradlinige Fortbewegung können aber äußere Reize im Sinne einer Knickung oder Biegung der Bahn einwirken. Die Sinnesorgane, die solche orientierende Reize aufnehmen (Seitenlinie, Augen, Ohren, Nasen), üben ihren Einfluß entweder direkt oder durch Vermittlung des Labyrinthes auf den Muskeltonus, und zwar steht auch hier jeweilen der Muskeltonus einer Seite unter der Kontrolle eines der beiden Sinnesorgane. Werden die beiden Sinnesorgane ungleich gereizt, so ist der Muskeltonus der beiden Seiten ungleich. Daraus ergibt sich eine Drehung des Tieres, die so lange andauert, bis beide Sinnesorgane gleichmäßig gereizt, der Muskeltonus rechts und links daher ausgeglichen ist. Von diesem Moment an erfolgt die Bewegung wieder gradlinig, bis neuerdings einseitige Reizung eines Sinnesorgans Knickung der Bahn hervorruft. Erfolgt die Orientierung eines Tieres im allgemeinen auf dieser physiologischen Grundlage, so wirkt im einzelnen doch auch ein psychischer Faktor mit, der vielleicht mit dem Wort ‚Stimmung‘ charakterisiert und der von allen möglichen inneren und äußeren Einflüssen modifiziert werden kann. Er bewirkt, daß das Tier nicht wie eine Maschine gleichmäßig reagiert: ein hungriges wird sich anders verhalten als ein gesättigtes, ein ruhiges anders als ein verängstigtes. Durch die jeweilige ‚Stimmung‘ kann jedoch nur das Verhältnis der physiologischen Faktoren zueinander geändert werden.“

In eingehender Weise hat ferner v. UEXKÜLL¹⁾ das Verhalten der Seeigel auf verschiedene Reize hin untersucht. Er kommt zur Ansicht, daß diese wohlgeordnete typische Reaktionsweisen, geordnete Reflexe, auslösen und nicht zwangsläufig erfolgende elementare Reaktionen. Die Erklärung für solche Erscheinungen kann aber die Tropismenlehre nicht geben.

1) v. UEXKÜLL, J., Über Reflexe bei den Seeigeln, in: Ztschr. Biol., Vol. 34, p. 208ff., 1897. — Ders., Im Kampf um die Tierseele, in: Ergebn. Physiol., Vol. 1, 1902. — Ders., Umwelt und Innenwelt der Tiere, Berlin 1909.

Eine zweite Korrektur bei Ausfall eines Sinnesorgans wird bei niederen und höheren Organismen angebracht durch Instinkthandlungen.¹⁾ Durch die Umwelt sind in dem „Gedächtnis“ des Tieres Eindrücke festgelegt, diese haben immer wiederkehrende „zweckmäßige“, d. h. lebenerhaltende Instinkthandlungen ausgelöst. Wo wir einen Riß in die Kette: reizperzipierendes Organ, Gehirn, motorische Endstelle anbringen, da wird selbstverständlich diese Instinkthandlung so lange ausbleiben, bis nicht auf einem anderen Weg — z. B. durch ein anderes Sinnesorgan der Reiz geleitet worden ist. Lassen wir einen ungewohnten Reiz — der an sich biologisch nie vorkommt, einwirken, z. B. elektrisches Licht auf Schmetterlinge, so kann die Reaktion freilich eine recht unzweckmäßige werden. Das ist aber kein Beweis gegen die Zielstrebigkeit²⁾ und für das Maschinenmäßige einer Reaktion, denn das ist ja gerade das Kriterium des Instinktes, daß er nur dann zum guten Ziele führt, wenn Bekanntes einwirkt. In ähnlicher Weise, wie Sinnesorgane im allgemeinen nur dann entsprechend anklingen, wenn sie durch adäquate Reize getroffen werden, so erfolgt hier nur dann eine zweckmäßige Reaktion, wenn ein gewohnter Reiz einwirkt.

Eine dritte Korrektur bei Ausfall eines orientierenden Sinnesorgans kann beim höheren Organismus durch bewußte Willensvorgänge erfolgen. Beim Menschen beobachten wir, daß selbst bei unheilbarer tonischer Veränderung der Muskulatur, wie sie für halbseitige Lähmung bezeichnend ist, der Wille versucht, auch diese Schädigung zu überwinden. Seine Macht versagt größtenteils bei

1) Über die Entwicklung und Bedeutung des Instinkts s. ZIEGLER, H. E., *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt*, 3. Aufl., Jena 1919. — MORGAN, C. L., *Instinkt und Gewohnheit*. Übersetzung, Leipzig 1909.

2) v. BAER, K. E., *Studien aus dem Gebiet der Naturwissenschaften*, Leipzig 1876. v. BAER unterscheidet zwischen Handlungen, die mit einer Vorstellung und Absicht geschehen und solchen, die ohne Vorstellung und Absicht erfolgen. Die ersteren nennt er zweckmäßig, die letzteren zielstrebig. So richtig die Unterscheidung der Handlungen ist, so wenig glücklich erscheint mir der Name „zielstrebig“ für Handlungen, die ohne bewußte Willensvorgänge verlaufen. Denn einem Ziel kann man nur mit Vorstellung und Absicht nach der landläufigen Auffassung zustreben, genau wie man auch nur mit ihnen einem Zweck gemäß handeln kann. Ich möchte beide Worte, zielstrebig und zweckmäßig, im gleichen Sinn für alle tierischen Handlungen — ob instinktiv oder bewußt — gebrauchen. Übrigens führt v. BAER aus, daß es nur eine teleologische Betrachtung der Welt geben könne und bekämpft die „Teleophobie“ mancher Naturforscher.

Störung des Gleichgewichtsorgans und bei Zerstörung oder Reizung der Gehirnzentren für Muskelbewegung, ebenso bei einigen Reflexen, wie z. B. beim Patellarreflex. Dagegen kann durch den Willen z. B. der Cornealreflex aufgehoben werden, und es können im allgemeinen bei Störung eines Sinnesorgans durch Einspringen anderer Sinnesorgane, assoziative Verarbeitung dieser Eindrücke und willkürliche Anwendung des Gesamteindrucks gleichfalls zweckmäßige Reaktionen erzielt werden.

Endlich kann der Fall eintreten, daß zwar die Sinnesorgane normal funktionieren, der auf ein oder mehrere Sinnesorgane einwirkende Reiz aber zwar adäquat oder doch nicht normal ist. Auch in diesem Fall kann die Korrektur zur Auslösung einer zweckmäßigen Reaktion des Organismus durch die Eindrücke der übrigen Sinnesorgane, durch den Instinkt oder durch den Willen erfolgen. Ich hoffe in einer späteren Arbeit dafür ein Beispiel geben zu können.

Wir haben also an den bisherigen Beispielen gesehen, daß die meisten tropistischen Reaktionen nicht so zwangsläufig erfolgen, wie LOEB sich das mechanistisch vorstellt, sondern daß schon bei den niedersten Tieren die Instinkte und in der aufsteigenden Tierreihe immer mehr bewußte Willensvorgänge für ihren Ablauf bestimmend sind. Nur das Gleichgewichtsorgan scheint zwangsläufiger zu wirken, da es direkt den Muskeltonus mit bestimmt. Dasselbe scheint vom Galvanotropismus zu gelten.

14. Der Galvanotropismus als zwangsmäßige Reaktion.

Die Frage, ob bei einer galvanischen Reizung der negative und positive Pol als solcher äußerlich empfunden werde, oder ob nur infolge einer inneren elektrolytischen Zersetzung im gereizten Organismus die Empfindung ausgelöst werde, ist für den schon 1760 von SULZER entdeckten „elektrischen Geschmack“ heute gelöst.¹⁾ Die Anode schmeckt auf der Zunge sauer, die Kathode herb brennend (nicht laugenhaft oder alkalisch, wie man früher unter der Zwangsvorstellung der gleich zu besprechenden Theorie annahm). Man dachte sich nämlich, daß durch den Strom das Salz der Speichelflüssigkeit elektrolytisch zersetzt wird, so daß an der Anode freie Säure, an der Kathode Alkali entsteht. ROSENTHAL²⁾ hat den Be-

1) Vgl. ERHARD, H., Tierphysiologisches Praktikum, Jena 1916, p. 93—94.

2) ROSENTHAL, J., Über den elektrischen Geschmack, in: Arch.

weis geliefert, daß keine solche äußere Veränderung vor sich geht, indem er auf die Zunge blaues Lackmuspapier legte, das sich beim Versuch nicht an der Anode rötete. Er schließt daraus, daß bei galvanischer Reizung im Innern der Geschmacksknospen eine elektrolytische Zersetzung stattfindet, durch welche die spezifischen Geschmacksnerven spezifisch erregt werden. v. ZEYNEK¹⁾ konnte dies dadurch beweisen, daß bei Strömen verschiedener Spannung die Geschmacksempfindung sich ändert, dieselbe also abhängig ist von den durch den Strom ausgeschiedenen Ionen. Im Augenblick der Schließung und der Öffnung reizt aber auch außerdem der galvanische Strom die Enden der Geschmacksnerven direkt, wie FR. HOFMANN und R. BUNZEL²⁾ gezeigt haben.³⁾

LOEB führt, um die Zwangsläufigkeit der Tropismen zu beweisen, das Verhalten galvanotropischer Organismen an und sagt (a. a. O., p. 452): „Wir werden sehen, daß viele Tiere Galvanotropismus zeigen, obwohl die Bedingungen für die Manifestation dieser Reaktion nur im Laboratorium, nie aber in der Natur gegeben sind. Wer seine Zeit nicht mit müßigen Wortspielereien vergeuden will, wird daher gut tun, die Instinkte in derselben Weise zu analysieren, wie das für die Vorgänge in der unbelebten Natur üblich ist, wo Begriffe wie Anpassung und natürliche Zuchtwahl sich als nutzlos erweisen und wo es nur darauf ankommt, den Mechanismus des Geschehens klarzulegen.“

Daß aber der Galvanotropismus nicht mit den übrigen Tropismen direkt zu vergleichen ist, ergibt sich aus folgendem: Schon STATKEWITSCH⁴⁾ fand, daß bei schwacher galvanischer Reizung von *Paramecium* diese Tiere nach der Kathode zu schwimmen, wobei die Cilien der Vorderseite nach der Spitze des Tieres zu schlagen (Fig. O u. P). Bei Verstärkung des Stromes werden, wie JENNINGS beob-

Physiol., Jg. 1860. Vgl. dagegen HERMAN, L. und S. LASERSTEIN, Beiträge zur Kenntnis des elektrischen Geschmacks, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 49, p. 519 ff., 1891.

1) v. ZEYNEK, R., Über den elektrischen Geschmack, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 12, p. 617 ff., 1898.

2) HOFMANN, F. u. R. BUNZEL, Untersuchungen über den elektrischen Geschmack, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 66, p. 215 ff., 1897.

3) Vgl. ferner LANDOIS-ROSEMANN, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Vol. 2, Berlin, Wien 1919, p. 859—860.

4) STATKEWITSCH, P., Galvanotropismus und Galvanotaxis der Ciliata I, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 4, p. 296—332, 1904.

achtete (a. a. O., p. 127—128), die Cilien der Vorderseite noch weiter umgedreht, so daß zwei entgegengesetzte Wasserwirbel entstehen,

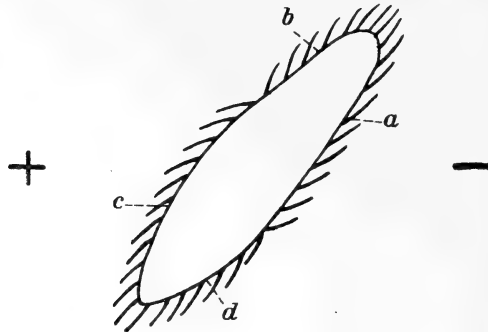


Fig. O. „Schema der Wirkungen des elektrischen Stromes auf die Cilien von *Paramecium*, welches zeigt, daß die Stellen, an welchen die Cilien vorwärts bzw. rückwärts gerichtet sind, nicht denjenigen Stellen entsprechen, an denen der Strom den Körper verläßt und in ihn eintritt.“ (Nach JENNINGS AUS ERHARD, Praktikum.) Buchstabenerklärung s. Fig. P.

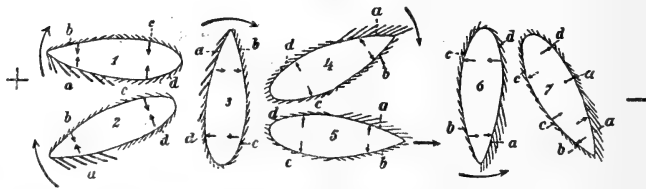


Fig. P. „Schematische Darstellung der Bewegungen von Infusorien unter der Einwirkung des elektrischen Stromes bei starker Entwicklung der peristomalen Wimpern (a). Die kleinen Pfeile im Innern der Umrisse geben die Richtungen an, in welchen die anstoßenden Cilien das Tier zu drehen suchen; die großen äußeren Pfeile zeigen die wirkliche Drehungsrichtung. Bei den Stellungen 1, 2 und 3 dreht das Tier nach der dem Peristom entgegengesetzten Seite (der aboralen Seite b), wozu es durch das kräftige Schlagen der Peristomwimpern a gezwungen wird. In der Stellung 4 erfolgt die Drehung immer noch nach der aboralen Seite, weil b und d zahlreicher sind als a und c. In den Stellungen 5 und 7 herrscht ein Zustand, der sich dem Gleichgewichtszustande nähert. Bei 6 erfolgt die Drehung nach der oralen oder peristomalen Seite a, — wobei alle Cilien im gleichen Sinne wirken. Die Peristomwimpern sind beim Rückwärtsschlagen kräftiger als die anderen und deshalb durch dickere Linien markiert.“ (Nach JENNINGS AUS ERHARD, Praktikum.)

ein zur Spitze des Körpers verlaufender, von den Vorderwimpern erzeugter und ein von den hinteren Cilien verursachter nach dem Hinterende des Körpers verlaufender Strom (Fig. Q).

JENNINGS¹⁾ (a. a. O., p. 135) sagt mit Recht: „Es ist einleuchtend, daß die Reaktion auf den elektrischen Strom sich grundsätzlich von dem Verhalten gegenüber anderen Reizarten unterscheidet. Bei anderen Reizen erfolgen die Bewegungen koordiniert und gehen alle auf dasselbe

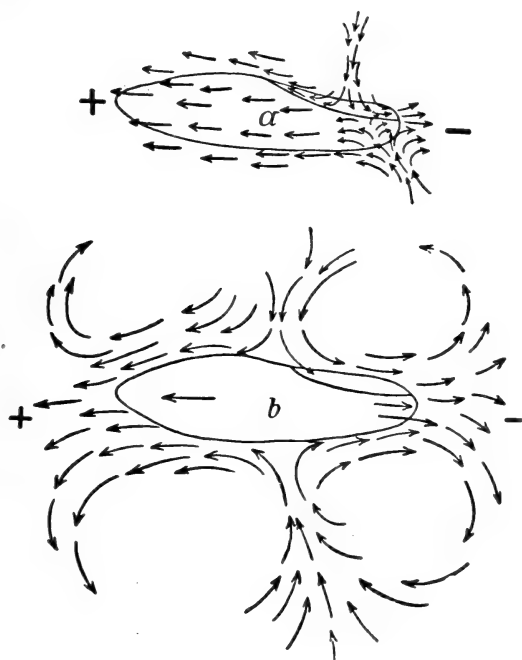


Fig. Q. „Wasserströmungen infolge des Wimperschlages unter der Einwirkung des elektrischen Stromes. *a* schwacher elektrischer Strom; Umkehr des Wasserstroms nur am Kathodenende. *b* stärkere elektrische Ströme; Umkehr der Wasserströme über die der Kathode benachbarte Hälfte hinaus bis zur Mitte.“ (Aus JENNINGS.)

Ziel hinaus, während bei dem elektrischen Strome verschiedene Teile des Körpers einander entgegenwirken. Dadurch wird das ganze Verhalten unkoordiniert, es fehlt ihm das Einheitliche.²⁾ Das Tier scheint sich zu bestreben, zwei entgegengesetzte Handlungen zugleich auszu-

1) JENNINGS, H. S., Das Verhalten der niederen Organismen. Übersetzt von E. MANGOLD, Leipzig 1910.

2) Von mir gesperrt gedruckt.

führen, denn die vorderen Cilien treiben das Tier rückwärts, die hinteren vorwärts. In gewissen Stellungen sucht ein Teil der Wimpern das Tier nach rechts zu drehen, andere zugleich nach links. Die Wirkung des Stromes ist also mehr lokal und unmittelbar als die bei anderen Reizen und ruft entgegengesetzte Reaktionen an verschiedenen Körperstellen hervor. Hier läßt sich in dem Verhalten nichts von einem „Probieren“ verschiedener Stellungen bemerken. Die lokale Umkehr der Wimpern zwingt das Tier vielmehr direkt in eine bestimmte Orientierung hinein . . . Offenbar würde es ein großer Irrtum sein, das Verhalten bei der Einwirkung des elektrischen Stromes als typisch für das gewöhnliche Verhalten dieser Tiere anzusehen, wie es indessen manchmal geschehen ist.“

Es fragt sich nun: Beruht der Galvanotropismus von *Paramecium* auf einer nur von außen ansetzenden Kraft in dem Sinn, daß man sich mit LOEB (a. a. O., p. 452—453) vorstellt, „der Raum sei mit Kraftlinien durchzogen. Diese Kraftlinien würden an den Organismen angreifen und sie unter gewissen Bedingungen zwingen, sich in die Richtung der Kraftlinien einzustellen oder in der Richtung derselben zu bewegen“. Oder: wird durch den galvanischen Strom eine chemische Zersetzung im Innern des Organismus erzielt, die ihn zwangsläufig nach der einen Seite treibt. JENNINGS hat (a. a. O., p. 250—260) die Theorien der Reaktion auf elektrische Ströme so anschaulich geschildert, daß wir hier kurz seinen Gedankengängen folgen:

Daß nicht durch kataphorische Wirkung oder elektrische Konvektion die Paramäcien passiv verfrachtet werden, das hat schon STATKEWITSCH gezeigt, indem er fand, daß tote oder betäubte Paramäcien nicht durch den elektrischen Strom bewegt werden.

LOEB und BUDGETT¹⁾ glauben, daß durch den elektrischen Strom eine elektrolytische Zerlegung in der Untersuchungsflüssigkeit erfolgt und daß sich an der Eintrittsstelle des Stromes in das Plasma, an der anodischen Oberfläche, demnach Alkali, an der Austrittsstelle Säure anlagert. Diese Theorie stimmt, wie JENNINGS (a. a. O., p. 254) hervorhebt, nicht, weil Säuren keine Umkehr des Wimperschlags und Alkalien keine Verstärkung des normalen Wimperschlags hervorrufen.

1) LOEB, J. u. S. P. BUDGETT, Zur Theorie des Galvanotropismus. IV., in: PFLÜGER's Arch., Vol. 56, p. 518—534, 1897.

An dieser Tatsache scheitert auch die Vorstellung von COEHN und BARRATT¹⁾, welche glauben, daß Paramäcien positiv geladen seien infolge Abgabe der negativen und Zurückhalten der positiven Ionen. Im elektrischen Strom sollen sie infolge ihrer positiven Ladung zum negativen Pol schwimmen.

LOEB hatte schon früher²⁾ eine Theorie für die Reizung des Nerven durch den elektrischen Strom auf Grund innerer Vorgänge aufgestellt. Er geht, wie er in WINTERSTEIN'S Handbuch sagt (a. a. O., p. 493), dabei von der Voraussetzung aus, „daß die Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit, mit der die verschiedenen Ionen wandern, zu solchen Änderungen der Erregbarkeit führen, wie wir sie beim Elektrotonus wahrnehmen. Da es nun bekannt ist, daß alle Salze, welche die Konzentration der Ca-Ionen im Nerven herabsetzen, dessen Erregbarkeit erhöhen — also wie der Katelektrotonus wirken —, z. B. Oxalate, Zitate, Phosphate, Sulphate, so nahm LOEB an, daß auch in der katelektrotonischen Strecke des Nerven bei der Durchströmung die Konzentration der Ca- und Mg-Ionen verringert, daß sie aber an der Anode erhöht wird. Die Möglichkeit hierfür ist in der Tat gegeben, wenn wir berücksichtigen, daß die Anionen von der Kathode fortwandern und sich an der Anode ansammeln, und daß außerordentliche Unterschiede in der Wanderungsgeschwindigkeit der anorganischen Anionen, besonders des Cl, und der organischen Anionen bestehen. Die letzteren wandern viel langsamer als die ersteren. Da nun CaCl_2 viel löslicher und viel stärker dissoziiert ist als die Calciumsalze der höheren Fettsäuren, so muß eine Verarmung der Kathodenstrecke an Chlorionen auch indirekt eine Verarmung an freien Ca- und Mg-Ionen zur Folge haben; das bedingt die Erregbarkeitserhöhung an der Kathode während der Durchströmung. An der Anode nimmt das Verhältnis der anorganischen zu den organischen Anionen und damit die Konzentration der freien Ca-Ionen zu; daher die Abnahme der Erregbarkeit.“

BANCROFT³⁾ bewies die Richtigkeit dieser Anschauung durch

1) COEHN, A. u. W. BARRATT, Über Galvanotaxis vom Standpunkt der physikalischen Chemie, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 5, p. 1—9, 1905.

2) LOEB, J., Über die Ursache der elektrotonischen Erregbarkeitsänderung im Nerven, in: FFLÜGER's Arch., Vol. 116, p. 193 ff., 1907.

3) BANCROFT, F. W., On the influence of the relative concentration of calcium-ions on the reversal of the polar effects of the galvanic current in Paramaecium, in: Journ. Physiol., Vol. 34, p. 444—463, 1906.

folgende Versuche: Er spülte Paramäcien erst in reinem Wasser ab und brachte sie dann in reine Salzlösungen. In allen anorganischen Salzlösungen — mit Ausnahme der Calciumsalze — besonders im Bariumchlorid, sowie von organischen Salzlösungen in Natriumsalzen der Oxalsäure — schwammen die Paramäcien nach der Anode statt nach der Kathode. Die Cilien der vorderen Hälfte der hier zuerst nach der Anode zu eingestellten Tiere wandten sich nach vorn, die übrigen Cilien schlugen nach rückwärts. Nach einiger Zeit erst orientieren sich die Paramäcien nach der Kathode und schwimmen infolge des stärkeren Schlages der normal gerichteten Cilien dieser zu. Bei Einwirkung von Ca-Salzen ist keine vorübergehende Einstellung der Tiere zur Anode wahrzunehmen; ebenso wird durch die Wirkung der oben genannten Salze durch Ca-Salze entweder aufgehoben oder umgekehrt.

JENNINGS (a. a. O., p. 257—258) schildert die Gedankengänge der Erklärung von BANCROFT folgendermaßen: „Das Protoplasma enthält gewisse Mengen anorganische Salze, Calciumsalze, ebenso wie andere Salze. In der Ruhe bleibt das Verhältnis der Konzentration der Calciumionen zu der der übrigen Ionen ziemlich konstant. Wenn sich aber dieses Verhältnis des Calciums zu anderen anorganischen Salzen in gewisser Weise ändert, so erfolgt eine Reizung, die in einer Kontraktion oder in einer Umkehr des Wimperschlages zum Ausdruck kommt. Das heißt, „die galvanische Reizung hängt ab von Calciumionen und tritt nicht ein, wenn die relative Konzentration der Calciumionen größer oder kleiner wird“ (BANCROFT, 1906, p. 446). Bei einem normalen *Paramaecium* in der Kulturflüssigkeit ist dieses Verhältnis des Calciums zu anderen Ionen größer als diese bestimmte Menge, so daß keine Reizung erfolgt. Wenn jetzt ein elektrischer Strom durch das Wasser, das die Tiere enthält, hindurchgeleitet wird, so veranlaßt dieser natürlich Kationen wie Chlor usw., die eine große Geschwindigkeit haben, schleunigst das Kathodenende des Körpers zu verlassen und auf das anodische überzugehen. Daher bleibt am Kathodenende eine größere Menge komplexer Anionen als gewöhnlich, — Oleat, Palmitat usw. Von diesen weiß man, daß sie Calciumsalze (CaCl_2) ausfällen, so daß sie die Menge der Calciumionen an dieser Stelle vermindern müssen. Diese Abnahme der Menge der Calciumionen im Verhältnis zu den anderen Ionen geht an der Kathode so weit, bis der Zustand erreicht ist, der eine Reizung mit sich bringt, und die Cilien kehren sich, wie die Beobachtung ergibt, an dem Kathodenende um. Am Anodenende er-

folgen die umgekehrten chemischen Veränderungen; die Menge der schnell wandernden Ionen, wie die des Cl muß hier zunehmen und damit die relative Menge der das Calcium fällenden Stoffe verringern. Daher wächst an der Anode die relative Menge der Calciumionen und es kann keine Reizung zustande kommen.“

„Wenn die Infusorien in ziemlich starke Lösungen von anderen als Calciumsalzen gebracht werden, so sinkt natürlich das Verhältnis

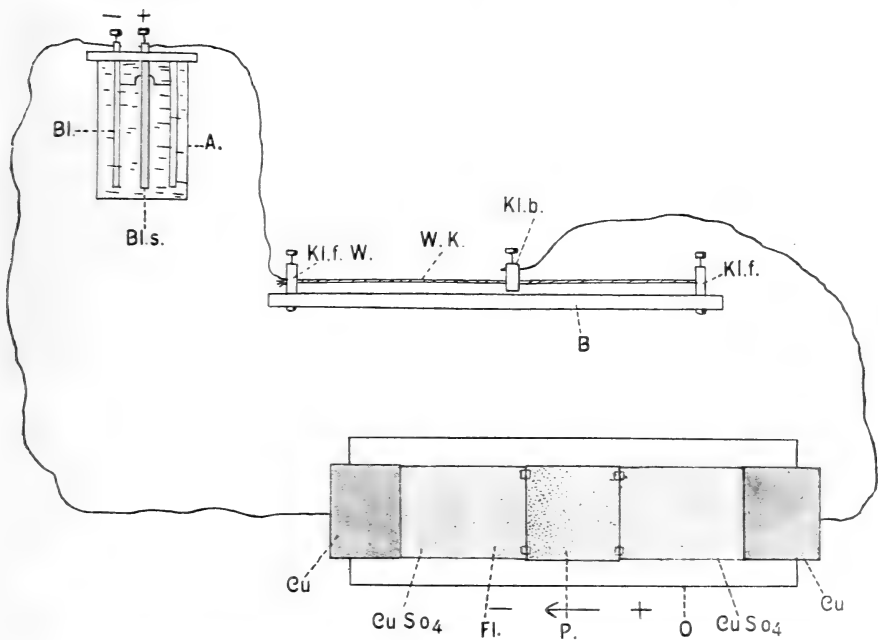


Fig. R. „Versuchsanordnung zur Prüfung des negativen Galvanotropismus von *Paramaecium*. A Akkumulator. Cu Kupferblättchen. Fl Fließpapier. CuSO_4 mit Kupfersulfat getränktes Fließpapier. O Objektträger. P *Paramaecien* in Wasser auf Objektträger unter Deckglas mit Wachsfüßchen. ← Richtung des Stromes. + Anode positiv. – Kathode negativ. B Brettchen des Widerstandes. Kl.f. W und Kl.f. fest auf dem Widerstand angemachte Klammern, zwischen denen die Widerstandskordel W.K. ausgespannt ist. Kl.b. beweglich auf der Widerstandskordel verschiebbliche Klammer.“ (Aus ERHARD, Praktikum.)

der Calciumionen in den Geweben. BANCROFT nimmt an, daß es in solchem Maße abnimmt, daß es unter die reizverursachende Menge sinkt. Wenn die Tiere nun dem elektrischen Strom ausgesetzt werden, so tritt dasselbe ein wie vorher, eine Abnahme der relativen Menge der Calciumionen an der Kathode und eine Zunahme an der

Anode. Da die Menge an der Kathode schon vorher zu gering war, um eine Reizung zu verursachen, so hat der elektrische Strom hier keine Wirkung. An der Anode muß andererseits die Menge der Calciumionen ansteigen, und schließlich wird diejenige Menge erreicht, die zu einer Reizung führt. Daher kehren jetzt die Cilien am anodischen Ende um, und das Tier dreht infolgedessen sein Vorderende der Anode zu.“

WALLENGREN¹⁾ fand nun, daß *Opalina ranarum*, die man selbstverständlich in einer dem Froschblut isotonischen, also 0,6 % igen Kochsalzlösung untersuchen muß, nicht wie *Paramaccium* negativ galvanotropisch, sondern positiv galvanotropisch reagiert. Ich habe die galvanotropischen Versuche an beiden Tieren wiederholt, wobei ich die störenden Polarisationsströme durch ein vereinfachtes Verfahren vermied (a. a. O., p. 94) (Fig. R).²⁾ Dabei konnte ich die Ergebnisse beider Forscher bestätigen. Gleichzeitig habe ich gezeigt (a. a. O., p. 97—98), daß der abweichende Befund an *Opalina* nur, wie schon WALLENGREN hervorgehoben hat, auf die abweichende Form dieses Tieres zurückzuführen und durchaus nach der Theorie von BANCROFT zu erklären ist.

Wenn wir uns somit der Ansicht von LOEB und BANCROFT anschließen, daß der Galvanotropismus auf einem inneren zwangsläufigen Vorgang im Organismus beruht, so müssen wir mit JENNINGS (a. a. O., p. 259) hervorheben, daß die Reaktion der Infusorien auf den elektrischen Strom vom Verhalten derselben anderen Reizen gegenüber abweicht; also nicht typisch ist. „Es kann vielmehr mit dem Verhalten eines Organismus verglichen werden, der mechanisch mit Klammern festgehalten und dadurch verhindert wird, sein natürliches Verhalten zur Schau zu tragen. Es erscheint besonders bemerkenswert, daß dieses krampfhaft und zusammenhängende Verhalten nur unter dem Einflusse einer Einwirkung beobachtet wird, die bei den natürlichen Lebensbedingungen niemals auf die Tiere einwirkt“ (JENNINGS, p. 259—260).

Einen zwangsläufigen Galvanotropismus beobachtet man in der Tierreihe aufsteigend bis zu den Amphibien aufwärts. LOEB und

1) WALLENGREN, H., Zur Kenntnis der Galvanotaxis. I. Die anodische Galvanotaxis, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 1, p. 341 ff., 1902.

2) ERHARD, H., Tierphysiologisches Praktikum, Jena 1916.

GARREY¹⁾ konnten zeigen, daß sich eine *Amblystoma*-Larve verschieden verhält, je nachdem ob sie von vorn nach hinten oder von hinten nach vorn durchströmt wird (Fig. S u. T). Wenn bei den höchstentwickelten Organismen keine Reaktion der Gesamtkörperbewegung nach der Richtung eines bestimmten Poles mehr zu beobachten ist und der Strom nur als Erregung wirkt, so ist dies kein Beweis dagegen, daß auch im höheren Organismus innere galvanotropische Vorgänge erfolgen. Wir wissen, welche große Rolle im



Fig. S. „*Amblystoma*-Larve mit absteigender Durchströmung. Die Wirbelsäule ist konvex nach oben, die Beine sind nach hinten gestreckt, wie wenn die Vorwärtsbewegung erleichtert wäre.“ (Aus LOEB.)

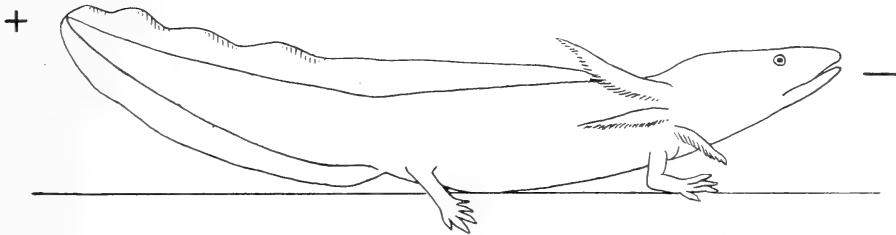


Fig. T. „Aufsteigende Durchströmung von *Amblystoma*. Die Wirbelsäule ist konkav nach oben, die Beine sind mehr nach vorwärts gestreckt. Die Vorwärtsbewegung ist erschwert.“ (Aus LOEB.)

normalen und kranken Organismus des Menschen die Aktionsströme spielen — diejenigen des Herzens werden diagnostisch mittels des Elektrokardiogramms aufgenommen —, wir wissen, daß jeder Nerv bei Reizung negativ elektrisch wird, wir kennen den Einfluß der Luftpotezialität auf das physische und psychische Verhalten mancher

1) LOEB, J. u. W. E. GARREY, Zur Theorie des Galvanotropismus. II. Versuche an Wirbeltieren, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 65, p. 41 ff., 1896.

Menschen, und können uns wohl vorstellen, daß in ihrem Körper sich ähnliche zwangsläufige Vorgänge dabei abspielen, wie sie LOEB und BANCROFT annehmen.

LOEB dehnt seine mechanistische Anschauung über das organische Geschehen auch auf das Gebiet der Entwicklungsmechanik aus, indem er, wie schon vor ihm ROUX, von einem besonderen „Cytotropismus“ spricht (a. a. O., p. 511). Da ich mich in meiner Kritik der LOEB'schen Ansichten auf diejenigen Gebiete beschränken möchte, auf denen ich selbst einige Erfahrung gesammelt habe oder die mir doch näher liegen, so sehe ich hier davon ab, auf den „Cytotropismus“ einzugehen. In einem eben erschienenen Buch hat PETER¹⁾ die Auffassung der Allmacht der Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte in einer Weise vertreten, die, wie ich glaube, sich in vielem mit dem, was ich hier über die Tropismenlehre auszuführen versucht habe, in Einklang befindet.

15. Zusammenfassung und Schluß.

Ich möchte meine Ansicht über die Tropismenlehre etwa folgendermaßen zusammenfassen:

Es gibt im Organismenreich ein Geschehen, das rein nach den uns bisher aus der Physik und Chemie bekannten Gesetzen zwangsläufig verläuft, es gibt ferner ein Geschehen, das in Form von Instinkthandlungen verläuft und endlich ein solches, das „freien“ Willenshandlungen entspringt. Zwischen diesen drei Reaktionen bestehen nur graduelle, keine prinzipiellen Unterschiede, es besteht also letzten Endes eine Einheit des Geschehens. Unsere heutigen Kenntnisse der „exakten“ Naturwissenschaften reichen aber bei weitem noch nicht aus, die Lebensvorgänge mit ihren Gesetzen allein zu erklären. Vor allem finden wir schon in den niedersten tierischen Organismen einen instinktiven Willen vor, der sie veranlaßt, Handlungen auszuführen, die unter Umständen das Gegenteil dessen sind, was vom mechanistischen Stand-

1) PETER, K., Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte, Berlin 1920.

punkt zu erwarten wäre. Das Gesetz, daß bei Veränderungen in der normalen Umwelt in der Regel die für die Erhaltung des Lebens zweckmäßigste Reaktion von seiten des Organismus erfolgt, beherrscht das ganze Tierreich. Diese Zweckmäßigkeit entwickelt sich von innen heraus. Wer an eine solche Zweckmäßigkeit der Reaktion glaubt, braucht noch lange nicht an einen Baumeister der Natur zu glauben, der sie vorausgedacht und geschaffen, ebenso wenig wie man glauben wird, GOETHE's Faust sei dem Dichter von einem solchen Geist in die Feder diktiert worden.

Gerade, wer an eine Einheit des Geschehens glaubt, muß mit gleicher Schärfe die anthropozentrische Auffassung einer „kapriziösen Tierseele“ wie die mechanistische Auffassung, die das organische Geschehen mit dem Vergleich eines fallenden Steines zu erklären glaubt, ablehnen. Beide haben den Naturwissenschaften in gleicher Weise geschadet.

Wer auf dem Standpunkt der Einheit des Geschehens steht und die Zweckmäßigkeit desselben leugnet, muß konsequent sein und dies dann auch für den Menschen tun. Er muß dann aber auch bekennen, es sei für ihn nur ein Zufall, daß Hunderttausende von Buchstaben im Gehirn eines HOMER sich so zusammenfanden, daß sie Ilias und Odyssee ergaben.

Wer aber an Zweckmäßigkeit glaubt, diese aber einzig und allein auf die Idee, Überlegung und den Willen eines Weltbaumeisters zurückführt, der muß — wie das vor ein paar Jahren tatsächlich von einem gebildeten Mann in einer Polemik mit HAECKEL geschehen ist, sagen: Dieser Weltbaumeister hätte mit Absicht das Wasser so geschaffen, daß es bei 4° C seine größte Dichtigkeit besitzt, damit die Fische am Grund der Seen nicht zugrunde gehen.

WUNDT hat diese von innen heraus kommende Zweckmäßigkeit oder Zielstrebigkeit gegenüber der Umwelt als instinktiven Willen bezeichnet, ihn schon den allerniedrigsten Tieren zugesprochen und ihn als das Kriterium des Lebens bezeichnet.

Was bleibt nach alledem von der Tropismenlehre? Ein Wort, das rein äußerlich einen Vorgang umschreibt. Wer sich als Naturforscher mit der äußerlichen Beschreibung der Naturvorgänge zufrieden gibt, für den wird das Wort Tropismus

und die Tropismenlehre LOEB's stets ausreichen. Aber man sei sich dessen klar, daß man dabei nicht tiefer in das Wesen der Natur eindringt als — um einen Vergleich PAULSEN's zu gebrauchen — jemand in das Wesen eines Buches eindringt, der dessen Werden einzig und allein vom Beginn der Papierfabrikation bis zum fertigen Druck betrachtet. Es gibt ja Naturforscher, die sich mit der rein beschreibenden Art begnügen, wie BARRANDE, der sich zum Leitsatz seines Werkes über das böhmische Silur die Worte gewählt hat: *Ce que j'ai vu*. Zu einer Erklärung reicht aber LOEB's Tropismenlehre nicht aus, zum Wort müssen sich erst die Begriffe einstellen, es bleibt also dabei, es gibt keine Tropismenlehre, sondern nur ein Wort Tropismus.

Gießen, Juni 1920.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Kenntnis des Lichtsinnes einiger niederer Krebse.

Von

H. Erhard (Zoologisches Institut Gießen).

(Aus der Universitäts-Augenklinik München.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Material	65
2. Verhalten gegenüber Hell und Dunkel	66
3. Das WEBER'sche Gesetz	67
4. Biologische Bedeutung der Empfindlichkeit für Helligkeit	71
5. Die Wirkung farbigen Lichtes	72
6. Die Wirkung ultravioletten Lichtes	74
7. Bedeutung der Veränderung der Farben im Wasser der Seen	80
8. Zusammenfassung und Schluß	81

1. Material.

Zur Untersuchung dienten *Cyclops strenuus* und *Chydorus sphaericus*, die Herr Geheimrat v. Hess in Teichen bei Possenhofen am Starnbergersee gefangen hatte und mir lebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt hatte, sowie *Diaptomus castor*, den ich im Starnbergersee gefischt hatte. Alle 3 Arten wurden in den ersten Tagen nach dem Fang in der Augenklinik beobachtet. Während sich *Cyclops* einige Wochen frisch hielt, beantwortete *Chydorus* Lichtreize nach

Verlauf einer Woche träger; *Diaptomus* starb größtenteils im Verlaufe einiger Wochen ab. Gewertet wurden nur die mit frischen Tieren erzielten Ergebnisse.

2. Verhalten gegenüber Hell und Dunkel.

Zuerst wurde das Verhalten der Tiere farblosen Lichtern gegenüber untersucht.

In den planparallelen Glasgefäßen sammelten sie sich stets im Zimmer an der Fensterseite in dichten Scharen an. Verdunkelt man einen Teil des Gefäßes mit mattschwarzer Pappe, so schwimmen alle Tiere ins Helle. Will man sie in großen Mengen mit der Pipette sammeln, so bedient man sich mit Vorteil der Methode, sie vorher durch Verdunklung des größten Teiles des Gefäßes im Hellen zusammenzutreiben. Am raschesten reagiert positiv phototropisch *Chydorus*, dann folgt *Cyclops* und endlich *Diaptomus*. Aus diesem Verhalten darf man selbstverständlich noch nicht den Schluß ziehen, daß sich das Empfindungsvermögen für Helligkeiten in der gleichen Weise für die 3 Arten abstufe. Auf verschiedene Weise wurde nun der positive Phototropismus geprüft. So wurde z. B. im Dunkelmzimmer mit der von ZEISS, Jena, für Augenuntersuchungen gebauten leichtbeweglichen elektrischen „Hammerlampe“ ein Teil des Gefäßes beleuchtet oder es wurde das Licht einer feststehenden elektrischen Lampe abwechselnd durch mattschwarze Pappe abgeblendet. Immer suchten die Tiere die relativ hellsten Stellen auf.

Nachdem so festgestellt war, daß sich die Tiere zu Lichtsinnesversuchen sehr wohl eignen, wurde studiert, wie sich die Tiere in der Art ihrer Bewegung bei wechselnder Belichtung verhalten. Ich setze die für *Cyclops* und *Diaptomus* bezeichnende ruckweise Schwimmbewegung als bekannt voraus. *Chydorus* bewegt sich in größeren Kreisen und Ellipsen im Wasser. Wurde die Belichtung des Untersuchungsgefäßes herabgesetzt, z. B. dadurch, daß die Hammerlampe plötzlich weiter entfernt wurde, so trat bei allen 3 Arten eine bezeichnende Verdunklungsreaktion auf: Die Bewegungen wurden träger, ja ein großer Teil der Tiere hörte ganz mit den Schwimmbewegungen auf und ließ sich wie tot zu Boden sinken. Umgekehrt kam bei Erhellung viel mehr Leben in das Gefäß und ein großer Teil der Tiere stieg vom Grund auf, um — solange die Erhellung dauerte — in höheren Lagen zu schwimmen. Bei *Chydorus* wird die Beobachtung insofern etwas erschwert, als

immer eine Anzahl von Tieren in stehenden Kreisen sich weiterdreht. Am deutlichsten wird die Verdunklungs- und Erhellungsreaktion wahrgenommen, wenn man ein vergrößertes Bild des Gefäßinhaltes auf einen weißen Schirm mit dem Projektionsapparat wirft. Bei Wahl von nur geringen Lichtunterschieden ist bei *Cyclops* und *Diaptomus* die Erhellungsreaktion deutlicher, da diese beiden Arten bei Erhellung ganz plötzlich in die Höhe steigen, während sie bei Verdunklung nur allmählich mit ihren Bewegungen aufhören und so zu Boden sinken. Bis relative Ruhe im Gefäß eingetreten ist, bis die Verdunklungsreaktion zu Ende ist, das kann bis zu 20 Sekunden und noch länger dauern. Anders bei *Chydorus*. Bei Erhellung erheben sich die Tiere langsamer aus ihren gewohnten Kreisen, während sie bei Verdunklung rascher, mit einem Ruck, zu Boden sinken.

Von ausschlaggebender Bedeutung bei diesen wie bei allen Lichtsinnesversuchen ist, wie HESS¹⁾ (a. a. O., p. 265) gezeigt hat, der Adaptationszustand des Auges. Ließ ich die Tiere erst mehrere Minuten im Dunkelzimmer verdunkelt stehen und beleuchtete sie dann ganz plötzlich mit einem grellen Licht, so schwammen sie nicht nur nicht dem Lichte entgegen, sondern konnten sich sogar vom Licht entfernen. Man muß also die Tiere entweder vor dem Versuch sich an eine ähnliche Lichtstärke anpassen lassen oder darf nur diejenigen Ergebnisse werten, die nach einem Aufenthalt von einigen Minuten im Reizlicht erzielt werden.

3. Das WEBER'sche Gesetz.

Wir haben die Möglichkeit mittels der immer wiederkehrenden Verdunklungs- und Erhellungsreaktion zu prüfen, welches die geringsten Lichtunterschiede sind, die von den Tieren bestimmt noch wahrgenommen werden, welches also die Reizschwelle ist. HESS hat zu diesem Zweck einen aus mattschwarz gestrichenem Blech bestehenden 3 m langen Tunnel gebaut, in dem eine an einer cm-Skala verschiebbliche Lichtquelle, eine 5kerzige Osramlampe, sich befindet. Vor das eine Ende des Tunnels stellt man das Untersuchungsgefäß. Bekanntlich nimmt die Licht-

1) v. HESS, C., Der Lichtsinn der Krebse, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 174, p. 245, 1919.

stärke im Quadrat der Entfernung ab. Man kann also bequem durch Rechnung die Abnahme und Zunahme der Lichtstärke hier feststellen.

Die Versuche wurden so angestellt, daß entweder ein Mitarbeiter die Lichtquelle bewegte und ich beobachtete oder umgekehrt. Dabei bemerke ich, daß der Mitarbeiter nicht wußte, welches Ergebnis zu erwarten war. Endlich bewegte von uns der eine des öfteren die Lichtquelle um ganz kleine Strecken ohne dem anderen Mitteilung zu machen, ob er sie entfernt oder genähert oder nur scheinbar verschoben hatte. Es ergab sich, daß unser Auge bei stärkerer Beleuchtung, bei einer Entfernung der Lichtquelle bis etwa zu 1 m, Helligkeitsunterschiede noch wahrnehmen konnte, die sich verhielten wie 1,2:1. Bei über 1 m Entfernung mußten relative Helligkeitsunterschiede von über 1,3:1, ja bei 3 m sogar über 1,4:1 gewählt werden, damit sie uns noch erkennbar waren. Auf fast ebenso geringe Helligkeitsunterschiede war bei *Cyclops* auch noch eine Reaktion wahrzunehmen. So war die Verdunklungsreaktion bei einer Lampenentfernung von 15 cm deutlich zu beobachten bei einem Helligkeitsverhältnis von 1,28:1, von 30 cm bei 1,31:1 und von 50 cm bei 1,36:1. In 100 cm Entfernung von der Lichtquelle sah man die Verdunklungsreaktion z. B. sehr deutlich bei 1,44:1. In $2\frac{1}{2}$ —3 m Entfernung lag die äußerste Grenze der Reaktion etwa bei 1,42:1. Diese Zahlen, gewonnen als Mittelwerte aus mehreren Beobachtungen, sind selbstverständlich abzurunden. Die Helligkeitsreaktion tritt bei etwa den gleichen relativen Helligkeitsunterschieden ein.

Es folgt aus diesen Beobachtungen zweierlei: 1. Das WEBERsche Gesetz, das besagt, daß die Unterschiedsschwelle, d. h. der kleinste wahrnehmbare Unterschied zweier Sinnesreize, proportional der absoluten Größe der Reize ist, läßt sich bei mittlerer Reizstärke wie am menschlichen Auge so auch an dem Auge von *Cyclops* erweisen. Dabei ist die Unterschiedsschwelle des *Cyclops*-Auges kaum größer als die des menschlichen Auges. *Cyclops* hat also ein ungemein feines Unterscheidungsvermögen für wechselnde Lichtstärken. Da wir zu unserer Beobachtung nur eine so verhältnismäßig grobe Reaktion wie die Bewegungsänderung des Tieres als Kriterium gebrauchen, so ist anzunehmen, daß in Wirklichkeit das Unterscheidungsvermögen des *Cyclops*-Auges eher noch feiner ist, aber bei kleinerer Reiz-

schwelle vielleicht nicht mehr in der Gesamtbewegung des Körpers zum Ausdruck kommt.

Die eben gemachte Wahrnehmung stimmt mit einer Feststellung von HESS¹⁾ an *Daphnia magna* mit Hilfe des gleichen Apparats annähernd überein. HESS setzte die größere Helligkeit mit 1 an (und nicht wie ich die geringere Helligkeit) und fand, daß bei einer Lichtstärkenverminderung von 1 auf 0,94 bereits eine Verdunklungsreaktion zu beobachten war. HESS prüfte fernerhin mit Hilfe des von ihm erfundenen und von ZEISS, Jena, hergestellten Differentialpupilloskops messend, welches die geringsten Helligkeitsunterschiede seien, die vom Daphnidenauge und die vom Menschenauge eben noch wahrgenommen werden können.²⁾ Das Prinzip dieses Apparats, der sich in der praktischen Medizin so segensreich für die Frühdiagnose von Tabes und für die messende Feststellung der Farbenblindheit erwiesen hat, besteht darin, daß mit ihm in raschem Wechsel je ein verschiedenfarbiges von SCHOTT, Jena, hergestelltes Filterglas und eine mehr oder weniger dicke Stelle eines mit Skala versehenen Graukeils aus Glas vor das Auge des Untersuchten gebracht werden. Der untersuchende Arzt beobachtet gleichzeitig durch einen Tubus das Pupillenspiel des Untersuchten und mißt mit Hilfe einer im Tubus befindlichen Skala die jeweilige Weite der Pupille. Erweitert sich z. B. bei Wechsel von Grün und einem bestimmten Grau die Pupille in Grau, so ist dies ein Zeichen, daß das betreffende Grau größeren Helligkeitswert hat. Durch Verschieben des Graukeils bringt man eine dickere, also dunklere Stelle des Grauglases vor das Auge, so lange, bis die Pupille keine Veränderung mehr zeigt. So lassen sich die Helligkeitswerte aller Filterfarben für das Auge ermitteln. Nun sind bekanntlich die Helligkeitswerte der Farben für den total farbenblinden Menschen ganz andere als für das normale Auge. Das violette, also kurzwellige Ende des Spektrums hat z. B. für den Totalfarbenblinden relativ größeren Helligkeitswert als für das normale Auge; die größte Helligkeit liegt beim Totalfarbenblinden in Gelbgrün und nicht wie beim Normalen in Gelb. Rot, Orange und Gelb, also die Farben der langwelligen Spektrumseite, besitzen für das Auge des

1) v. HESS, C., Der Lichtsinn der Krebse, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 174, p. 247, 1919.

2) v. HESS, C., Das Differentialpupilloskop, in: Arch. Augenheilk., Vol. 80, p. 4, 1916.

totalfarbenblinden Menschen eine bedeutend geringere Helligkeit als für das Auge des Normalen. In entsprechender Weise lassen sich unter anderem mit dem Differentialpupillooskop gewisse Formen von Rot-Grünblindheit leicht objektiv feststellen. Beim Daphnienversuch hat HESS statt eines Farbfilters ein Grauglas bestimmter Helligkeit mit dem durch den Graukeil durchgelassenen Licht verglichen und ermittelt, daß etwa erst in dem Augenblick, in dem das normale menschliche Auge auf kleinste Helligkeitsunterschiede nicht mehr zu reagieren imstande war, auch die unterste Grenze für die Reaktion der Daphnien gegeben war. — Meine Versuchstiere waren leider nicht mehr frisch genug, als ich die gleiche Prüfung mittels des Differentialpupilloskops anstellen wollte. Vergleiche ich aber das Ergebnis meiner Tunnelversuche an *Cyclops* (im besten Fall ein Reagieren bei einem Helligkeitsunterschied 1,2:1) mit den gleichen Versuchen von HESS (Ergebnis bei 1:0,94) und mit seinen Ergebnissen am Differentialpupillooskop, so ergibt sich, daß auch das Cyclopidenaugen fast ebenso empfindlich für Helligkeitsunterschiede ist wie das menschliche Auge.

Das WEBER'sche Gesetz gilt bekanntlich nur bei „mittleren“ Sinnesreizen oder, besser gesagt, bei Reizen von einer Stärke, wie sie in der umgebenden Natur in der Regel vorkommen. Bei dem positiv phototropischen, an große Helligkeiten gewöhnten *Cyclops* liegt der normale Reiz bei einer Lichtstärke, die derjenigen einer 5kerzigen Lampe selbst bei größter Nähe dieser Lichtquelle mindestens gleichkommt, wenn nicht dieselbe gar übertrifft. Daher kommt es, daß schon bei einer Lampenentfernung von über 1 m eine nicht nur absolut, sondern auch relativ größere Unterschiedschwelle gewählt werden muß, um noch einen Ausschlag zu erzielen.

Mit *Diaptomus castor* ließen sich so feine messende Untersuchungen wie mit *Cyclops* nicht anstellen, weil seine Bewegungen nicht auf solch geringe Helligkeitsunterschiede hin sich verändern. Den Schluß daraus zu ziehen, daß *Diaptomus* weniger lichtempfindlich sei wie *Cyclops*, wäre selbstverständlich falsch. Ich hatte alle möglichen Ausbildungsstadien von *Diaptomus*, angefangen von den ersten Jugendstadien bis zu großen erwachsenen, orangegelbe „Ölkugeln“ tragenden Tieren. Schon die allerersten Jugendstadien beantworteten Lichtreize ebensogut wie die erwachsenen Tiere, was ja auch nicht wunder nimmt, wenn man an die so frühzeitige Ausbildung des Auges denkt.

Chydorus sphaericus, dessen Nebenauge fast so groß ist wie das Hauptauge, gehört zu denjenigen niederen Krebsen, die, wie wir noch sehen werden, sehr fein auf Lichtreize reagieren. Einzig und allein infolge der auf- und abkreisenden, die Beobachtung störenden Bewegung der Tiere ist die untere Grenze der Reaktion bei Erhellung und Verdunklung manchmal schwerer festzustellen als bei *Cyclops* und liegt deshalb scheinbar höher. Ein Mitarbeiter und ich beobachteten wieder in der oben angegebenen Weise unabhängig voneinander und kamen beide zu den nämlichen Ergebnissen. Die unterste Grenze der Reaktion liegt auf Grund mehrerer Versuche bei einer Entfernung der Lampe zwischen 75 und 100 cm sowohl bei Erhellung wie bei Verdunklung, wenn sich die Lichtstärken verhielten wie 1,77:1. Die Reaktion bei Erhellung ist dabei etwas schwerer festzustellen als die bei Verdunklung, da sie langsamer als die letztere erfolgt. Sehr deutlich wird die Wirkung der veränderten Lichtstärke bei einer Entfernung der Lampe um 1 m herum bei einem Verhältnis der Reizlichter von 1:2,85. Bei weiter herabgesetzter Lichtstärke, also bei Entfernung der Lichtquelle auf 2—3 m, muß zur Erzielung einer Erhellungs- oder Verdunklungsreaktion mindestens ein Helligkeitsverhältnis von 1:2,25 gewählt werden. Auch bei diesem im allgemeinen an viel stärkere Belichtung gewöhnten Tier versagt also das WEBER'sche Gesetz bei so schwachen Reizen. In ähnlicher Weise verhält sich übrigens auch das menschliche Auge. Während bei Entfernungen der Lichtquelle von unter 1 m Helligkeitsunterschiede von 1:1,2 beim Tunnelversuch noch gut wahrgenommen werden, wird der gleiche Lichtstärkenunterschied bei weiter herabgesetzter Belichtung nicht mehr empfunden.

4. Biologische Bedeutung der Empfindlichkeit für Helligkeit.

Die biologische Bedeutung einer so verhältnismäßig hohen Empfindlichkeit auf Helligkeitsunterschiede bei niederen Krebsen liegt auf der Hand. Mit Hilfe ihres Lichtsinnesorgans werden sie denjenigen Stellen im Wasser zugeführt, an denen bei Sonnenbestrahlung am reichlichsten die ihnen zur Nahrung dienenden Pflanzen gedeihen und an denen eben durch diese Pflanzen am reichlichsten Sauerstoff für die des Sauerstoffs ja so bedürftigen Krebschen erzeugt wird. Eine plötzliche Beschattung macht sie aber auf einen Feind aufmerksam. Es ist bezeichnend, daß bei all

den positiv phototropischen niederen Krebsen mit der Verstärkung des Reizlichtes nicht nur ein Zuwandern zu den helleren Stellen erfolgt, sondern auch ein Emporsteigen der Tiere im Wasser, da in der Natur ja selbstverständlich der Lichteinfall stets von oben erfolgt. Auch wenn der Einfall des stärkeren Lichts, wie wir uns mit der Hammerlampe überzeugen können, entweder von der Seite oder gar von unten erfolgt, steigen die Tiere empor. Die Verdunklungsbewegung nach abwärts erfolgt auch bei der in der Natur ja nicht vorkommenden plötzlichen Verdunklung von unten. Wenn man das Gefäß mit den Tieren mit einer feststehenden Lichtquelle von der Seite beleuchtet und von unten herauf plötzlich vor das Licht einen schwarzen Pappkarton schiebt, so steigen die Tiere nicht in die Höhe, sondern sie sinken zu Boden.

5. Die Wirkung farbigen Lichtes.

Untersucht man die 3 Krebsarten mit farbigen Lichtern, so wird man gewahr, daß sie sich als positiv phototropische Tiere den Farben gegenüber ganz anders verhalten als sich etwa ein mit den Sehqualitäten des normalen Menschen versehenes Tier verhalten müßte.

Der einfachste Versuch ist der, daß man zwischen die Lichtquelle des Tunnels und das Untersuchungsgefäß nebeneinander Glasplatten bringt, eine rote und eine blaue, und zwar so, daß die eine Hälfte des Gefäßes rot, die andere blau beleuchtet ist. Die stets das Helle aufsuchenden Tiere gehen in diesem Fall selbst dann ins Blau und meiden das Rot, wenn ein Blau gewählt wird, das für das normale menschliche Auge viel dunkler ist als das Rot. Es stellt sich, wenn man auch noch andere Farben vergleichsweise anwendet, heraus, daß die Helligkeitskurve der Farben etwas in der Richtung nach der kurzwelligen Seite des Spektrums verschoben ist.

Am deutlichsten nimmt man dies wahr, wenn man das planparallele Untersuchungsgefäß vor einem Projektionsapparat aufstellt und abwechselnd verschiedenfarbige Glasplatten zwischen Lichtquelle und Gefäß schiebt. Man sieht dann bei allen 3 Arten, ganz besonders schön aber bei *Chydorus*, daß bei Wechsel von Blau und Rot, Grün und Orange, Grüngelb und Gelb stets im letzteren Fall Verdunklungsbewegung und umgekehrt eintritt. Die Verdunklungs-

reaktion in einem helleuchtenden Orangegelb ist bei *Chydorus* z. B. noch zu beobachten, wenn ein so dunkles Blau vergleichsweise gewählt wird, daß in dem Blau die Tiere kaum mehr zu erkennen sind.

Ich brachte weiterhin die Untersuchungsgefäße im Dunkelmzimmer vor ein von einem Prisma mit gerader Durchsicht erzeugten und von einer Nernstlampe — dem bekanntlich reinsten künstlichen Licht — gespeistes Spektrum. Durch einen regulierbaren Spalt wurde dieses so weit abgeblendet, daß mein dunkel adaptiertes Auge die Tiere eben noch in Rot und Violett erkennen konnte. Alle meine Beobachtungen wiederholte ein Mitarbeiter, der nicht wußte, welches Verhalten der Tiere zu erwarten war. Ich gebe hier den in Kurzschrift aufgenommenen Ausspruch des Mitarbeiters bei der Beobachtung von *Chydorus* wieder: „Am meisten in Gelbgrün und Grün, dann Blau, auch noch einige in Violett; selten kommt einer einmal ins Gelb herüber. In Rot ist gar nichts los.“ In Gelbgrün und Grün schwimmen nicht nur die meisten Tiere, sondern sie schwimmen in diesen beiden Farben auch am höchsten und bewegen sich in ihnen am lebhaftesten.

Nun wurde diejenige Stelle mit einer Marke bezeichnet, in der die Tiere am zahlreichsten angesammelt waren. Darauf wurde durch Verengern des Spaltes die Helligkeit des Spektrum soweit herabgesetzt, daß mein Auge die Farben nicht mehr als solche, sondern nur noch als Helligkeiten erkannte. Es zeigte sich, daß das menschliche Auge im dunkel adaptierten Zustand genau dieselbe Stelle des Spektrums als die hellste empfindet wie die Tiere im normalen Zustand im farbigen Spektrum. Die Krebschen blieben stets, ob verdunkelt wurde oder nicht an der gleichen Stelle, für ihr Auge fehlt also das PURKINJE'sche Phänomen.

In welcher Weise die Helligkeit der einzelnen Farben von den Tieren empfunden wird, das ist besonders schön zu erkennen, wenn man nach einem Vorgang von HESS die Tiere aus einer Farbe zu verdrängen sucht. Man bewegt zu diesem Zweck ein mattschwarzes Papier, das einen Ausschnitt von einer Breite hat, daß nur eine einzige spektrale Farbe durchgelassen wird, zwischen Spektrum und Untersuchungsgefäß. Ist zuerst Rot frei und wird es dann verdeckt, dafür aber Gelb und Gelbgrün frei, so wandern die Tiere rasch alle in Gelb und Gelbgrün unter gleichzeitigem Emporsteigen. Versucht man sie dagegen aus Gelb und Gelbgrün in Rot zu verdrängen, so lassen sie sich lange nicht so leicht verdrängen, auch steigen sie

nicht in Rot, sondern sinken eher. Am besten gelingt dieser Versuch mit *Cyclops*. Bei *Chydorus* stören die kreisenden Bewegungen die Beobachtung etwas.

So selbstverständlich es ist, bei einem Lichtsinnesversuch jeden störenden anderen Reiz, wie z. B. falsches Licht, zu vermeiden, so ist es in der Praxis oft recht schwer einer solchen Fehlerquelle auf die Spur zu kommen, namentlich ist dies der Fall, wenn man mit Tieren arbeitet, die auf andere Sinnesreize als auf Lichtreize besonders fein reagieren. So erinnere ich mich, daß ich vor Jahren unter Anleitung von Herrn Geheimrat von HESS mit der negativ phototropischen Mauerassel *Oniscus murarius* und Körnerassel *Porcellio scaber* arbeitete. Das Gefäß war gleich hell zur Hälfte rot, zur Hälfte blau dadurch erleuchtet, daß hinter jedem farbigen Glas sich eine verschiebbliche Lichtquelle befand. Es wäre nun in Analogie zum Verhalten aller übrigen Wirbellosen zu erwarten gewesen, daß selbst dann noch die Tiere Rot aufgesucht hätten, wenn dieses soweit erhellt war, daß es für das normale menschliche Auge ein Vielfaches der Helligkeit des Blau betrug. Zu diesem Zweck wurde die hinter dem roten Glas befindliche Glühbirne etwas näher gerückt. Nun gingen die Tiere aber in Blau. Die Ursache dieser Bewegung lag aber einzig allein daran, daß die näher gerückte hinter Rot befindliche Lampe mehr Wärme verbreitete und die sehr auf Wärme empfindlichen und die Kühle bevorzugenden Tiere vor dem Wärmereiz flohen. Sobald durch Vorsetzen wassergefüllter planparalleler Gefäße die Wärmestrahlen ausgeschaltet wurden, konnte die hinter Rot befindliche Lampe so nahe herangerückt werden, daß, selbst wenn das Rot achtmal heller war als das Blau, immer noch mehr Tiere in Rot waren. Aus alledem geht hervor, daß es notwendig ist, mit peinlichster Gewissenhaftigkeit bei Lichtsinnesversuchen jeden anderen Reiz, selbst wenn er dem Menschen kaum auffällt, fernzuhalten, und man immer gut tut, zu prüfen, ob die Tiere einen anderen Sinn besonders fein ausgebildet haben.

6. Die Wirkung ultravioletten Lichtes.

Im folgenden soll noch die Wirkung des ultravioletten Lichtes auf die von mir untersuchten 3 Krebsarten geprüft werden.

Es war ein mit umfassenden naturwissenschaftlichen Kenntnissen

ausgestatteter Laie, JOHN LUBBOCK, der nach arbeitsreichen Jahren als Bankmann und Parlamentarier u. a. auch feinsinnige Studien über die Sinnesphysiologie wirbelloser Tiere, namentlich von Ameisen, machte und dabei auch als erster die Wirkung des ultravioletten Lichtes prüfte¹⁾. Die Ameisen tragen bekanntlich ihre Puppen ins Dunkle. LUBBOCK beleuchtete die eine Hälfte des Gefäßes mit dem ultraviolettreichen Licht eines Magnesiumfunken, die andere Hälfte mit einer ultraviolettarmen Natronflamme. Auch dann trugen die Ameisen noch ihre Puppen in den Bereich des Natronlichtes, wenn dieses wesentlich heller als das Magnesiumlicht war. Wurde das ganze Gefäß mit einem für Ultraviolett durchgängigen dunkelvioletten Glas bedeckt und auf die eine Seite desselben Schwefelkohlenstoff, der ultraviolettes Licht größtenteils absorbiert, gelegt, so gingen die Ameisen unter den Schwefelkohlenstoff. Ja, selbst wenn die eine Hälfte des Gefäßes mit dem viel dunkleren Violett, die andere mit dem viel helleren Schwefelkohlenstoff bedeckt wurde, so kamen die Tiere unter dem letzteren zusammen. Das gleiche war der Fall, wenn auf die eine Hälfte des Gefäßes Schwefelkohlenstoff, auf die andere Hälfte eine für Ultraviolett durchlässige dunkelgrünblaue Lösung von Chromalaun oder von Chromchlorid gebracht wurde. FOREL²⁾ hat in ähnlicher Weise mit Ameisen gearbeitet, indem er die eine Hälfte des Behälters mit einer Ultraviolett größtenteils absorbierenden Äskulinlösung, die andere Hälfte mit einer Ultraviolett durchlassenden dunkel kobaltvioletten Glasplatte bedeckte.

Die schon zu Beginn der achtziger Jahre mit vorbildlicher Gewissenhaftigkeit angestellten Versuche LUBBOCK's sind ohne Grund im Jahre 1913 von JACQUES LOEB³⁾ kritisiert worden als seien sie ohne genügende Sachkenntnis und technische Hilfsmittel ausgeführt worden. Ganz unverständlich ist die Bemerkung von LOEB, daß eine

1) LUBBOCK, J., *Ants, bees and wasps*, London 1882. — Ders., *Die Sinne der Tiere*, in: Internat. wiss. Bibliothek, Leipzig 1889. — v. HESS, C., *Gesichtssinn*, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, p. 672, Jena 1913.

2) FOREL, A., *La vision de l'ultra-violet par les fourmis*, in: *Rev. sc. Paris*, Vol. 38, 1886. — Ders., *Les fourmis perçoivent-elles l'ultra-violet avec leurs yeux ou avec leur peau?*, in: *Arch. soc. phys. natur. Genève*, Vol. 16, 1886. = Ders., *Das Sinnesleben der Insekten*, München 1910.

3) LOEB, J., *Die Tropismen*, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiologie, Vol. 4, 1913.

Untersuchung der Wirkung ultravioletter Strahlen „erst mit der Einführung der Quarzquecksilberlampe von HERAEUS möglich geworden wäre“. Bekanntlich ist ja die einfachste Lichtquelle, die Sonne, reich an ultravioletten Strahlen und läßt sich, wie wir sehen werden, sehr wohl zu solchen Untersuchungen an Tieren gebrauchen.

Mit den uns heute zur Verfügung stehenden Hilfsmitteln hat zuerst HESS¹⁾ Untersuchungen über die Wirkung ultravioletter Strahlen auf wirbellose Tiere ausgeführt. Die folgenden Untersuchungen sind mit den gleichen Methoden und Apparaten ausgeführt.

Die Grenze der für das menschliche Auge sichtbaren Strahlen liegt am kurzwelligen Spektrumende bei $400\text{ }\mu\mu$ Wellenlänge. Das Ultraviolett kann man einteilen in einen langwelligen Teil von $400\text{ }\mu\mu$ bis $313\text{ }\mu\mu$. Bis zu $313\text{ }\mu\mu$ herab läßt ein gewöhnliches Fensterglas von 2 mm Dicke ultraviolette Strahlen noch durch. Unter $313\text{ }\mu\mu$ beginnt der kurzwelligere Teil des Ultraviolett, und zwar zerfällt dieser in das sogenannte innere Ultraviolett von $313\text{ }\mu\mu$ bis $291\text{ }\mu\mu$ und in das äußere Ultraviolett, das Strahlen unter $291\text{ }\mu\mu$ enthält. Die Grenze von $291\text{ }\mu\mu$ ist deshalb gewählt worden, weil bis zu dieser Wellenlänge herab ultraviolette Strahlen im Tageslicht enthalten sind. Will man mit Strahlen des äußeren Ultraviolett arbeiten, so kann dies also nur mit künstlichen Lichtquellen geschehen. Als solche werden heutzutage fast ausschließlich die Quecksilberquarzlampen benützt. Die von SCHOTT und Gen. in Jena hergestellte sogenannte Uviolampe enthält zwar nur ultraviolette Strahlen bis zu einer Wellenlänge von etwa $290\text{ }\mu\mu$ herab. Sie umfaßt also keinen größeren Bezirk an ultravioletten Strahlen als das durch keinerlei Hindernis behinderte Sonnenlicht, aber sie ist ganz besonders reich an Strahlen desjenigen Teiles des kurzwelligeren Ultraviolett, den man das innere Ultraviolett nennt. Weit über die Reichweite der SCHOTT'schen Lampe geht die BACH'sche

1) v. HESS, C., Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 136, 1910. — Ders., Über Fluoreszenz an den Augen von Insekten und Krebsen, *ibid.*, Vol. 137, 1911. — Ders., Gesichtssinn, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, 1913. — Ders., Der Lichtsinn der Krebse, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 174, 1919. — Ders., Über Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen, *ibid.*, Vol. 177, 1919.

Quarzlampe der Quarzlampengesellschaft in Hanau hinaus, da sie auch noch Strahlen des äußeren Ultraviolett bis zu einer Wellenlänge von etwa $220\ \mu\mu$ herab aussendet.

Die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf ein Objekt kann durch verschiedene, diese Strahlen absorbierende Medien ganz oder teilweise aufgehoben werden. Ein solches haben wir schon im gewöhnlichen Glas kennen gelernt, das also nicht bei solchen Versuchen zur Verwendung kommen darf. Ja, vom Sonnenlicht wird schon durch die stets in der Luft vorhandenen Nebeltröpfchen, noch mehr aber durch den auch bei hellstem Sonnenschein über einer Großstadt lagernden Dunst ein großer Teil des Ultraviolett aufgezehrt.

Ein Mittel, künstlich ultraviolette Strahlen abzuhalten, haben wir außer in dem gewöhnlichen Fensterglas in dem von SCHOTT und Gen. hergestellten Schwerstflintglas O 198. Dieses Glas ist fast farblos, nur schwach gelblich, läßt die übrigen Strahlen durch und hält fast nur die ultravioletten Strahlen, diese aber recht wirksam, zurück. Seine Durchlässigkeit ist z. B. für Strahlen von $436\ \mu\mu$ 0,837, für solche von $405\ \mu\mu$ 0,425 und für solche von $384\ \mu\mu$ nur noch 0,104. Die noch kurzwelligeren Strahlen werden fast restlos aufgezehrt, so daß man also sagen kann, daß das Schwerstflintglas die allermeisten ultravioletten Strahlen ausschaltet.

Für ultraviolette Strahlen durchlässig sind das farblose Uviolkronglas 3199 und das tiefblaue Blauuviolglas F 3653, beide von SCHOTT und Gen. Durch das Uviolkronglas dringen fast restlos ultraviolette Strahlen bis zu $309\ \mu\mu$ Wellenlänge herab durch. Noch für Strahlen von einer Wellenlänge von nur $280\ \mu\mu$ beträgt die Durchlässigkeit des Uviolkronglases 0,56. Aus diesem Glas besteht die Umhüllung des Lichtkörpers der SCHOTT'schen Quarzlampe. Man muß bei Versuchen mit ultraviolettem Licht Versuchsgefäße nehmen, bei denen die vom Licht bestrahlte Seite aus einer solchen Uviolkronglasplatte besteht. Da das Glas farblos ist, so läßt es auch die anderen spektralen Farben durch. Das Letztere gilt nicht von dem das Ultraviolett gleichfalls nicht absorbierenden Blauuviolglas. Dieses zehrt einen großen Teil der langwelligen Strahlen des Spektrums auf.

Mit Hilfe dieser Apparate konnte HESS ¹⁾ an Raupen und niederen

1) v. HESS, C., Der Lichtsinn der Krebse, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 174, 1919. — Ders., Über Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen, *ibid.*, Vol. 177, 1919.

Krebsen sogar messende Beobachtungen über die Wirkung des ultravioletten Lichtes anstellen. Meine Tiere reagierten weniger fein auf Ultraviolett. Sie wurden bei der einen Versuchsreihe in einem 8:8 cm messenden flachen schwarzgestrichenen Blechkästchen belichtet, das zur Hälfte unbedeckt blieb, zur Hälfte mit gewöhnlichem Glas bedeckt war. Sowohl bei Beleuchtung von oben mit der SCHOTTschen wie der BACH'schen Lampe stellte sich heraus, daß alle 3 Krebsarten in größerer Anzahl sich im ultraviolettreicheren Teil des Gefäßes ansammelten und darin auch lebhaftere Bewegungen ausführten als im ultraviolettärmeren Bezirk. Das Gleiche trat ein, wenn die bisher unbedeckte Seite mit Uviolkronglas bedeckt wurde. Beide Hälften waren in diesem Fall genau gleich hell erleuchtet, die Tiere suchten aber die ultraviolettreichere Seite — unter dem Uviolkronglas — auf. Wurde auf die eine Seite das Schwerstflintglas aufgelegt, während die andere entweder unbedeckt blieb oder mit dem Uviolkronglas zugedeckt wurde, so wurde die Reaktion noch deutlicher. Endlich wurde die Wirkung des Schwerstflintglases mit dem Blauviolelglas verglichen. Die von HESS untersuchten Raupen, die auch positiv phototropisch waren, gingen bei ähnlichen (mit Tageslicht angestellten) Versuchen, „aus dem für uns farblos hellen Teile unter das für uns dunkle Blau, das also lediglich infolge seines Reichtums an ultravioletten Strahlen auf sie noch stärker anziehend wirkte als das für uns helle, farblose, aber des größten Teils seiner ultravioletten Strahlen beraubte Tageslicht“ (a. a. O., p. 75). *Cyclops*, *Diaptomus* und *Chydorus* suchen dagegen bei der Schwerstflint-Blauviolelglasgleichung unter den Quecksilberdampflampen die für unser Auge hellere, aber ultraviolettarme Partie unter der Schwerstflintplatte auf. Für sie ist der Helligkeitsunterschied in diesem Fall eben ein doch zu großer, als daß sie durch die ultravioletten Strahlen der Blauviolelseite noch mehr angezogen werden könnten. Den Grund, warum die ja auch auf Ultraviolett reagierenden Krebschen in diesem Fall sich so verhalten, werde ich später zu erörtern versuchen.

Bei Belichtung der Untersuchungsgefäße von der Seite mit einer der beiden Ultraviolettlampen reagieren die Tiere in entsprechender Weise. Sie suchen die ultraviolettreichere Partie auf, wenn nicht, wie dies bei der Gleichung mit dem Blauviolelglas der Fall ist, der Helligkeitsunterschied zuungunsten der ultraviolettreicheren Seite ein gar zu großer ist. Bei raschem Wechsel von Ultraviolettreich und -arm tritt Verdunklungsreaktion ein. Im ultraviolettarmen

Licht bewegen sich die Tiere weniger lebhaft und sinken zu Boden, im ultraviolettreichen Licht steigen sie empor.

In all diesen Fällen bekam man die klarsten Ergebnisse mit *Chydorus*, dann mit *Cyclops*; träger reagierte *Diaptomus*. Ein Unterschied in der Wirkung zwischen der an ultravioletten Strahlen reicheren BACH'schen Lampe und der SCHOTT-Lampe konnte nicht festgestellt werden, freilich konnte ich den Einfluß des Lichtes beider Lampen gleichzeitig auf dasselbe Objekt nicht studieren, da die beiden Lampen in verschiedenen Räumen aufgestellt waren.

Versuche mit dem Sonnenlicht im Freien gelangen mir nie. Die Ursache dafür mag vielleicht darin zu suchen sein, daß meine Versuchstiere ja überhaupt nicht so empfindlich auf Ultraviolett sind. Noch wahrscheinlicher als Erklärung für die Ursache des Mißerfolgs scheint mir der Umstand zu sein, daß selbst an den schönsten Tagen jener Osterzeit über München und der oberbayerischen Hochebene ein Dunst lagerte, den man erst richtig von einem Berggipfel aus erkannte. So konnte ich an besonders reinen Tagen damals vom Rißerkogel und Plankenstein bei Tegernsee das 50 km entfernte München nicht sehen, ja von der Kampenwand aus Rosenheim, das nur 20 km entfernt ist, nicht wahrnehmen, weil beide Städte in einem dunkelgrauen Dunst versteckt waren, während gleichzeitig in 130 km Entfernung der Ankogel in den Tauern und die Wildspitze in den Ötztaleralpen sich scharf abhoben. Ich werde bei Gelegenheit versuchen, im Gebirge den Einfluß der ultravioletten Strahlen auf *Cyclops*, *Chydorus* und *Diaptomus* zu studieren.

HESS¹⁾ hat gezeigt, daß das ultraviolette Licht nicht als solches die Sinneszellen erregt, sondern daß die auf Ultraviolett besonders empfindlichen Tiere, wie z. B. die Libellen und niederen Krebse, stark fluoreszierende Augen besitzen, wodurch die kurzwelligen Strahlen in Strahlen größerer Wellengänge verwandelt werden. Mit der Methode, zwischen Lichtquelle und Mikroskopspiegel ein Blauvioletglas einzuschalten, wobei die fluoreszierenden Libellenaugen z. B. sich als leuchtend gelbgrüne Flecke vom blauen Untergrund abheben, konnte ich bei meinen Versuchstieren keine Fluoreszenz feststellen. Es ist dies aber noch kein zwingender Beweis gegen

1) v. HESS, C., Über Fluoreszenz an den Augen von Insekten und Krebsen, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 137, 1911. — Ders., Gesichtssinn, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, 1913.

die Anwesenheit von Fluoreszenz, da zu ihrer Feststellung noch andere verwickeltere Methoden nötig sind.

7. Die Bedeutung der Veränderung der Farben im Wasser der Seen.

Die biologische Bedeutung der Empfindlichkeit auf ultraviolettes Licht bei den Süßwasserkrebsen wird klar, wenn man berücksichtigt, in welcher Weise die einzelnen spektralen Farben vom Wasser absorbiert werden. Schon in ganz geringer Tiefe — bei 5—10 m Tiefe — werden in einem reinen blauen Alpensee, wie z. B. dem Gardasee und Achensee, Rot und Orange aufgezehrt, dann folgen die Farben mittlerer und endlich kurzer Wellenlänge. Je nach der Farbe, der Menge der gelösten Bestandteile und des Phyto- und Zooplanktons sind schon oft in 40 m Tiefe alle für das menschliche Auge sichtbaren Strahlen ausgelöscht. Man kann aber nicht nur in unseren Seen in größerer Tiefe noch Süßwasserkrebse mit wohlentwickelten Augen fangen — im Starnbergersee z. B. habe ich in 100 m Tiefe *Bythotrephes* und *Leptodora* mit dem Schließnetz erbeutet. Im Gegensatz zu den wirklich blinden Höhlentieren ist eine große Anzahl von Tieren, die in der ebenso dunklen Tiefe der süßen Gewässer vorkommen, oft sogar mit besonders gut entwickelten Augen ausgestattet. DOFLEIN¹⁾ vermutet, daß diese Tiere zuweilen doch in höhere Regionen steigen. So wird z. B. von *Leptodora* angegeben, daß sie in dunklen Nächten an die Oberfläche des Wassers kommen soll. — Nun können wir aber mittels der photographischen Methode feststellen, daß wenigstens der langwelligere Teil des ultravioletten Lichts in reines Wasser mehrere hundert Meter tief eindringt. Schon für solche an der Oberfläche schwimmende Formen wie *Cyclops*, *Diaptomus* und *Chydorus* kommt ihm eine verhältnismäßig viel größere Bedeutung zu als den übrigen Lichtern, weil es hier so viel wie gar nicht absorbiert wird. Durch die Fähigkeit, auf ultraviolettes Licht zu reagieren, werden vielleicht auch noch Tiere zu Lichttieren, die in Tiefen hausen, in die kein Strahl des dem menschlichen Auge mehr sichtbaren Lichtes dringt. Vielleicht paßt sich die Aufnahmefähigkeit für Ultraviolett insofern dem Bedürfnis der Süßwasserkrebse an, als Oberflächentiere, wie die eben untersuchten, denen auch noch

1) HESSE-DOFLEIN, Tierbau und Tierleben, Berlin u. Leipzig 1910.

andere Strahlen zur Verfügung stehen, vielleicht weniger auf Ultraviolett reagieren als Formen, die in Tiefen vorkommen, in denen das Ultraviolett fast allein noch wirksam sein kann. Eine Untersuchung von Tiefentieren wie *Bythotrephes* oder *Leptodora* müßte darüber Aufschluß geben.

In weitgehender Weise wird das Aussehen farbiger Tiere im Wasser verändert. Ein Beispiel: Die orangerote Farbe der Bauchseite des Saiblingmännchens (*Salmo Salvelinus*) zur Laichzeit. In 40–60 m Tiefe — denn in dieser Zone halten sich die laichenden Tiere auf — ist 1. fast jede Farbe absorbiert, 2. längst Rot und Rotgelb aufgezehrt, 3. die Bauchseite überhaupt nicht beleuchtet, weil der Boden nicht reflektiert! Es ist schon aus diesem Grund ebenso ungereimt hier von einer „Schmuckfarbe“ zu sprechen und sie „nach der Natur“ zu malen wie etwa einen Eisbären von der Wüstensonne bestrahlt zu malen. Sieht man verschiedene zoologische Werke durch, so bemerkt man, daß in den „nach der Natur gemalten“ Lebensbildern fast nie auf diese Tatsachen Rücksicht genommen ist. Naturgetreu werden solche Bilder nur dann, wenn der Maler schon bei der Wiedergabe von Tieren, die in wenig Metern Tiefe vorkommen, sie so darstellt, wie er sie durch ein hellgrünes oder hellblaues Glas sieht, dabei nur den Rücken der Tiere mit diesem Licht beleuchtet und die Bauchseite von nicht durchsichtigen Tieren in tiefem Schatten malt. Auf die Wiedergabe von Lebensbildern aus größerer Tiefe unserer Seen muß er ganz verzichten.

8. Zusammenfassung und Schluß.

1. *Cyclops*, *Chydorus* und *Diaptomus* sind positiv phototropisch. Die Reaktion hängt vom Adaptationszustand ab. Die Empfindlichkeit der Tiere auf Helligkeitsunterschiede ist kaum geringer als die des menschlichen Auges. Sie folgen darin dem WEBER'schen Gesetz.

2. Auf spektrale Farben reagieren sie nicht wie das normale helladaptierte, also farbensehende menschliche Auge, sondern wie das bei herabgesetzter Beleuchtung dunkeladaptierte, also farblos sehende Auge. Es fehlt ihnen das PURKINJE'sche Phänomen.

3. Die genannten Krebse reagieren auch auf ultraviolettes Licht.

Zum Schlusse möchte ich Herrn Geheimrat v. HESS, in dessen mit den vorzüglichsten Hilfsmitteln ausgestatteten Klinik diese

Untersuchung gemacht wurde, meinen verbindlichsten Dank aussprechen. Die auf Vorschlag von Herrn Geheimrat v. HESS angestellten Versuche konnten nicht nur mit seinen Methoden ausgeführt werden, sondern er stand mir dabei auch in liebenswürdigster Weise mit Rat und Tat bei. Frau Dr. AURACHER erleichterte mir durch ihre freundliche Mithilfe die praktische Ausführung manches Experiments, Herr Assistenzarzt Dr. PASSOW hatte die Güte, mir seine BACH'sche Quecksilberlampe zur Verfügung zu stellen. Beiden danke ich herzlich.

Gießen, im Mai 1920.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die sekundären Geschlechtsmerkmale von *Gasterosteus aculeatus* L.

Von

Erich Titschack (Bonn, Zool. Institut).

Mit 25 Abbildungen im Text und Tafel 1.

Einleitung.

Vorliegende Untersuchung ist die Erweiterung einer Akademischen Preisararbeit, die ich im Sommerhalbjahr 1918 der Bonner philosophischen Fakultät einreichte und der der Preis zuerkannt wurde.

Seit HUNTER und DARWIN (Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl, Kap. 8) versteht man unter sekundären Geschlechtsmerkmalen all die Körperdifferenzierungen und Organunterschiede, die nur einem Geschlecht eigen sind und mit der Fortpflanzung direkt nichts zu tun haben. Wenn z. B. die Geschlechtsorgane als primäre Sexualcharaktere angesehen werden, so müssen der Sporn und Kamm der Hähne, das Geweih der Hirsche usw. als sekundäres Merkmal aufgefaßt werden.

Diese Begriffsbestimmung hat sich so allgemein eingebürgert, daß es kaum nötig erscheint, darauf einzugehen. Vielfach findet man aber die Bezeichnung „primär“ und „sekundär“ in einem anderen Sinne gebraucht. Diese Ausdrücke werden dann auf die zeitliche Entstehung der Organe bezogen und als primär die Gonaden aufgefaßt. Die sich im Embryo danach entwickelnden Geschlechts-

organe werden als sekundäre und schließlich die zeitlich letzten, die DARWIN'schen sekundären Geschlechtsmerkmale, als tertiäre bezeichnet. Ich sehe keinen zwingenden Grund, mich dieser rein chronologischen Einteilung anzuschließen.

Unsere Kenntnis von den sekundären Geschlechtsmerkmalen liegt noch ziemlich im argen. Was wir davon wissen, ist erstens durch anatomische Untersuchungen zusammengetragen und hat sich zweitens aus den Kastrations- und Transplantationsversuchen ergeben. Ausführliche anatomische Untersuchungen mit dem Zweck, die Verschiedenheiten zwischen den beiden Geschlechtern einer Tierart genau festzulegen, sind m. W. noch nicht gemacht worden. Nur für den Menschen sind auch diese Verhältnisse vielfach und auf mannigfache Weise untersucht.

Für die Säugetiere dagegen fließen schon die bekannten Tatsachen viel spärlicher und unsere Kenntnis beschränkt sich fast nur auf das, was der Tierarzt und Züchter von den Haustieren berichtet. Beachtet wird dabei nur das Äußere und auch dieses meistens als bekannt vorausgesetzt und nie bis ins einzelne beschrieben. Erstaunlich wenig finde ich in den großen anatomischen Lehrbüchern. So werden z. B. im ELLENBERGER u. BAUM, Anatomie des Hundes, nur die Unterschiede des Beckens besprochen. Interessante Angaben verdanken wir STEINACH, der für seine grundlegenden Untersuchungen über den Einfluß der Gonaden die sexuellen Unterschiede der Ratten und Meerschweinchen studiert hat. Er findet Unterschiede im Habitus, in der Stärke des Skelets, in der Größe des Kopfes, im Haarwuchs, in den akzessorischen Geschlechtsdrüsen und in den Penisschwellkörpern. Von den psychologischen Eigentümlichkeiten des Männchens nennt er den Mut, das Temperament, den ausgeprägten Trieb zum Weibchen, die Erektion und Begattungsfähigkeit. Über die sekundären Geschlechtsmerkmale der Vögel ist Genaueres fast nur von den domestizierten Formen bekannt. Der Kamm und Sporn des Hahnes, seine Stimme werden immer wieder in den Abhandlungen erwähnt. Von der freilebenden Vogelwelt wird meistens nur das Gefieder und der Gesang des Männchens, dann die verschiedenen Brunst- und Brutinstinkte der beiden Geschlechter beschrieben. Noch weniger erfahren wir über die sekundären Geschlechtsmerkmale der Reptilien. Brunstfärbungen, Hautkämme, Stacheln, Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern ist alles, was in der Literatur angegeben wird. Dagegen ist über die Amphibien, und besonders über den Frosch, verhältnismäßig viel be-

kannt. Trotz der fast unübersehbaren Masse von Arbeiten fehlt aber auch hier eine genaue Zusammenstellung der sekundären Geschlechtsmerkmale. ECKER u. WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches, die ich daraufhin durchgesehen habe, bringt verschiedene anatomische Merkmale, die einem Geschlecht eigen sind. Doch beziehen sich diese kurzen Angaben meistens nur auf Teile, die mit der Fortpflanzung in sichtlicher Beziehung stehen. Ohne weiteres verständlich ist die sehr starke Hypertrophie von 4 Armmuskeln (*M. flexor carpi radialis*, *M. extensor carpi radialis*, *M. abductor indicis longus*, *M. extensor indicis brevis superficialis*) des Männchens, und damit stehen auch in Beziehung die starken Veränderungen des männlichen Humerus, des Daumens und des Metacarpus II. Die Hypertrophie des „Excretionssystems von den samenausführenden Nierenkanälchen bis herab zur Samenblase“ wird auch niemand weiter in Erstaunen setzen. Ferner ist die Ausbildung der Schallblasen durch das Quaken verständlich, während die stärkere Entwicklung der Schwimmhäute beim Männchen unserer „braunen“ Landform damit zusammenhängt, daß es sich mehr im Wasser aufhält als das Weibchen. Außerdem sind die Daumenschwielen eine Eigentümlichkeit des Froschmännchens, während die Weibchen von *Rana fusca* und *arvalis* (?) durch die sog. Brunstwärzchen ausgezeichnet sind. Bei *Rana fusca* scheint auch der feinere Bau der Haut in beiden Geschlechtern verschieden zu sein, denn beim Männchen schwillt erstere, wahrscheinlich durch Wasseraufnahme, während der Brunst ganz beträchtlich an und hängt in schwabbligen Falten von den Seiten herab. Was wir schließlich über die sekundären Geschlechtsmerkmale der Fische wissen, sind nur gelegentliche Beobachtungen. Auch hier ist keine eingehende Untersuchung an irgendeiner Art durchgeführt worden. Bekannt sind ja sonst noch Unterschiede zwischen den Geschlechtern, die sich auf den äußeren Brunstschmuck beziehen, wie die Hochzeitsfarben, der Perlausschlag der Weißfische, der Hakenunterkiefer des Lachses usw. Nicht periodische Geschlechtsunterschiede treten bei manchen Fischen in der Hautpanzerung, Größe der Flossen usw. auf.

Neben diesen anatomischen Unterschieden in der Wirbeltierreihe ist auch einiges Physiologische festgestellt worden. So hat EBERT für die Salamandrinen — aber ebenso für den Frosch, wenn auch nicht so beweisend — Veränderungen der Leber gefunden, die mit der Entwicklung der Geschlechtsstoffe in Beziehung stehen. Während der Ei- und Samenreifung vergrößert sich die Leber unter Ver-

mehrung der Pigmentzellen bei gleichzeitigem Verschwinden des Leberfettes. Für den Stichling habe ich, um das gleich hier anzuschließen, auch eine Abhängigkeit der Leber von der Tätigkeit der Hoden beobachtet: bei ausgebrunsteten Männchen zeigte jene eine so starke Blutleere, daß sie fast weiß erschien. Wenn wir diese Veränderungen in der Leber auf eine Abgabe von Reservestoffen an die Gonaden zurückführen, so können wir wohl mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß der Chemismus der Leber in den beiden Geschlechtern verschieden sein wird, da ja die Spermien andere Stoffe beanspruchen als die reifenden Eier.

Andere Stoffwechselvorgänge, die beim ♀ anders verlaufen als beim Männchen, werde ich zusammen mit den Färbungsunterschieden des Stichlings besprechen. Erwähnt sei noch zum Schluß, daß nach NUSBAUM die Fettkörper von kastrierten Froschmännchen (*Rana fusca*) weiterwachsen, aber blendend weiß werden. NUSBAUM macht auch auf den veränderten Geschmack von kastrierten Tieren aufmerksam.

Schon die letzten Beispiele zeigen, daß nicht nur einfache morphologische Betrachtungen allein unsere Kenntnis von den sekundären Merkmalen fördern kann, sondern daß auch die Kastration, sei es die natürliche durch Verkümmern oder Erkrankung der Gonaden, sei es die künstliche durch Entfernung, viel Neues zum Verständnis beitragen kann.

Durch den Vergleich der kastrierten Individuen mit den normalen konnte unsere Auffassung vom Wesen der sekundären Geschlechtsmerkmale vertieft werden. Außerdem wurde man auf verschiedene Eigentümlichkeiten aufmerksam, die beim normalen Geschöpf leicht zu übersehen sind. Es zeigte sich nämlich, daß wir auch andere Speciesmerkmale zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen rechnen müssen, die früher beiseite gelassen wurden, weil sie in beiden Geschlechtern gleich stark entwickelt sind und keine Beachtung gefunden haben. Ich erinnere nur z. B. an die Achselhöhlenhaare des Menschen, die nach der Kastration zurückgehen und spärlich werden.

Auf Grund seiner Kastrations- und Transplantationsversuche unterscheidet BRESCA 2 Arten von sekundären Geschlechtsmerkmalen bei *Molge cristata*. Er findet nämlich, daß nach Entfernung der Hoden der Rückenamm, Schwanzsaum und -binde, die Marmorierung des Oberkopfes und die Rotfärbung des Bauches verschwinden, dagegen die Dunkelfärbung des Cloakenwulstes und der unteren

Schwanzkante nicht beeinflusst wird. Es geht aus BRESCA's Aufsätze nicht hervor, ob die letzteren Merkmale nur zur Brunst deutlich ausgeprägt sind, oder während des ganzen Jahres kenntlich bleiben. Auf jeden Fall halte ich aber eine scharfe Trennung all dieser sekundären Geschlechtsmerkmale für nicht berechtigt, denn es ist nicht unmöglich, daß die geschlechtsverschiedene Zeichnung des Kloakenrandes und der unteren Schwanzkante bei *Molge cristata* ein schon frühzeitig auftretendes sekundäres Merkmal ist; daß es dann nach seiner endgültigen Ausbildung durch Kastration nicht mehr verschwindet, entspricht vollkommen dem gewöhnlichen Verhalten der sekundären Geschlechtsmerkmale. Wir können die BRESCA'sche Einteilung der sekundären Geschlechtsmerkmale in solche, die unterm Einfluß der Geschlechtsdrüse stehen, und solche, die unabhängig davon sind, daher erst annehmen, wenn es BRESCA zu zeigen gelingt, daß auch nach einer Kastrierung vor dem Auftreten der charakteristischen Kloakenrand- und Schwanzkantenfärbung diese doch zum Durchbruch kommt. Wir dürfen nicht vergessen, daß die sekundären Geschlechtsmerkmale durchaus nicht auf einmal hervortreten, sondern sich erst ganz allmählich herausbilden. Man denke nur an den verschiedenen Habitus von Knaben und Mädchen, an den sehr früh sich ausprägenden, verschiedenen Wuchs des Kopfhaares u. dgl. mehr. Daher werden auch bei Tieren mit periodischer Geschlechtsreife Kastrationsversuche nur dann ein eindeutiges Ergebnis zeigen, wenn wir auf die Jahreszeit und die Entwicklung der Geschlechtsstoffe achten. Da bekanntlich die sekundären Geschlechtsorgane der Frösche nach der Brunst abnehmen und dann bis zum September wieder auf die alte Höhe gebracht werden, so können wir uns nicht wundern, wenn Kastration im Dezember keinen Einfluß mehr auf die Daumenschwielen der nächsten Paarungszeit hat. Wir haben hier im Grunde dieselben Verhältnisse wie bei den anderen Tieren mit einmaliger, aber dann auch bleibender Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale.

Wenn alle diese Einwände beachtet werden, wird sich aus den Kastrationsversuchen noch manche gesicherte Tatsache für die Lehre von den sekundären Geschlechtsmerkmalen entnehmen lassen.

Einiges Neue gewinnen wir auch aus den in den letzten Jahren gemachten Transplantationsversuchen, die aber ein Eingehen auf das ganze Problem der Pubertätsdrüse verlangen und hier zu weit führen würden. Ich verweise daher nur auf die Arbeiten von FOGES,

NUSBAUM und besonders auf die sehr interessanten Ergebnisse der STEINACH'schen Transplantationen.

Für meine Untersuchung habe ich den 3stacheligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) gewählt, erstens weil ich schon vorher das Gehirn dieses Fisches genau untersucht hatte und dabei auf Geschlechtsverschiedenheiten gestoßen war, dann aber versprach ich mir von einem Tiere viel Neues, das schon äußerlich in der Brunst durch die Hochzeitsfärbung des Männchens auffällt und so ausgeprägte Brutinstinkte ausgebildet hat.

Bekannt war ja außer der Färbung und Lebensweise nichts. Erwarten konnte man ja auch noch mit ziemlicher Sicherheit Unterschiede in den Nieren der beiden Geschlechter, da MÖBIUS, und nach ihm GILL für den Seestichling, *G. spinachia*, solche festgestellt und zu gleicher Zeit auch den Grund dafür gefunden haben. Das Männchen scheidet nämlich einen im Wasser zäh werdenden Schleimfaden in den Nieren aus und klebt mit ihm Blätter, Algen usw. zu einem kugelförmigen Nest zusammen. Da auch das Männchen von *Gasterosteus aculeatus* solch ein Nest baut, konnte man erwarten, daß auch seine Niere im Gegensatz zu der weiblichen verändert und der „Spinn“aufgabe angepaßt ist. Die Beschaffung des Materials machte nur am Anfang Schwierigkeiten; später wurde mit Erfolg eine zylindrische Drahtreuse verwendet, die an beiden Deckflächen gleichfalls aus Drahtgaze bestehende trichterförmige Einstülpungen hatte. Das Einschlüpfloch an der Spitze des Kegels wurde so bemessen, daß man bequem den Daumen durchstecken konnte. Die zylindrische Trommel bestand aus 2 ineinander schiebbaren Zylindern, die sich ausziehen ließen und so das Herausnehmen der Beute ermöglichten. Die Länge der Reuse betrug 50 cm, der Durchmesser 15 und die Höhe der Kegeleinstülpungen 9 cm.

Die Handhabung der Reuse war außerordentlich einfach: an einem langen Strick befestigt wurde sie ohne jeden Köder ins Wasser versenkt und nach 24 Stunden bis 8 Tagen herausgeholt. Durchschnittlich war die Ausbeute sehr reich, ich habe nach 24 Stunden oft bis 200 Stichlinge gefangen. Daneben enthielt die Reuse immer noch anderes Getier; so manchmal bis zu 15 Molche, viele *Dytiscus* und von Fischen *Leucaspis delineatus*. Bei Beginn dieser Untersuchung im Frühling 1914 wurde die Reuse im Weiher des botanischen Gartens ausgelegt. Als ich aber 1916 aus dem Felde zurückkehrte, waren die Stichlinge hier vollständig ausgestorben. Wahrscheinlich haben ausgesetzte Sonnenbarsche die Brut vernichtet. Daher war

ich gezwungen mein Material in einem Tümpel des Kottenforstes, in der Nähe von Godesberg-Friesdorf zu fangen. Zu Anfang starben mir leider auf dem fast einstündigen Wege die Tiere ausnahmslos, trotzdem ich mit einem Gummiballon andauernd durchlüftete. Durch Zufall kam ich darauf die großen Einmachgläser, die ich zum Transport benutzte, mit Papier zu umhüllen und von da ab ging mir kein Stück auf dem Wege ein. Ich führe dieses Sterben auf die plötzliche Raumeinschränkung zurück, gegen die auch schon monatelang eingewöhnte Tiere sehr empfindlich sind. Wurden z. B. Stichlinge aus einem großen Aquarium in einen hohen engen Behälter gebracht, so starben sie nach kurzer Zeit alle, was beim Überführen in flache, aber geräumige Gefäße nie der Fall war.

Gewöhnlich wurde die Ausbeute sofort konserviert, nur für die Hautuntersuchung habe ich Tiere längere Zeit in einem großen Aquarium gehalten, um immer lebendes Material zur Hand zu haben.

Der schon bezeichnete Tümpel beherbergt erst seit einigen Jahren Stichlinge, die wahrscheinlich zur Bekämpfung der Mückenplage dort ausgesetzt sind. Die Abstammung von ein paar Tieren erklärt auch das Fehlen fast jeglicher Variation. Die tausend bis zweitausend Stichlinge, die ich im Laufe der letzten zwei Jahre verarbeitet habe, gehörten alle zu der Abart *Gasterosteus leiurus* (Cuv. ?) (*G. gymmurus* Cuv.). Die Anzahl der Seitenplatten betrug 4—6. Die Länge schwankte bei geschlechtsreifen Tieren zwischen 44 und 60 mm (Schnauzenspitze bis Schwanzflossenrand). Nur ein Weibchen fiel unter dem sonst gleichmäßigen Material durch seine Größe von 71 mm und durch 9 Seitenplatten auf.

Daß wir es tatsächlich hier mit einer ziemlich jungen Bevölkerung zu tun haben, zeigt auch das Fehlen jeglicher Stichlingsparasiten. Weder *Schistocephalus* noch *Argulus* noch *Nosema* wurde gefunden.

Bevor ich nun die einzelnen Unterschiede der Geschlechter bespreche, möchte ich hier an dieser Stelle Herrn Prof. R. HESSE innigen Dank aussprechen für die vielfache Anregung, Unterstützung und Förderung meiner Untersuchungen. Auch Herrn Prof. W. J. SCHMIDT bin ich für seine häufig und gern erteilten Ratschläge und Urteile vielen Dank schuldig.

Das Farbenkleid.

Von den zahlreichen neueren Untersuchungen über die Fischchromatophoren beschäftigt sich keine einzige mit unserem Stich-

ling, trotzdem man glauben könnte, daß die bekannte Farbenpracht des brünstigen Männchens und die Leichtigkeit der Materialbeschaffung die Untersucher dazu verlocken könnte.

Nur POUCHET geht in den 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts in seiner großen Untersuchung über den Farbenwechsel unterm Einfluß der Nerven auch mit einigen Zeilen auf den Stichling ein. Leider sagt er nicht auf was für einen „épineche“ sich seine Bemerkungen beziehen, und da er an der See gearbeitet hat, können alle drei Arten gemeint sein. Trotzdem will ich nicht unterlassen, seine Beobachtungen im Verlaufe dieser Abhandlung mit meinen Ergebnissen zu vergleichen.

Den größten Teil des Jahres gleichen sich die beiden Geschlechter des Stichlings in der äußeren Zeichnung und Färbung außerordentlich. Man findet zwar unter einer größeren Anzahl helle und dunkle Tiere, doch sind solche Färbungsextreme nicht an ein Geschlecht gebunden. Hervorgerufen wird die Zeichnung der Tiere durch Farbzellen — Chromatophoren — die an fast keiner Stelle der Oberfläche fehlen.

Während das Stichlingsweibchen das ganze Jahr hindurch seine gleichmäßig aus grünlichschwarzen Flecken auf hellem Untergrunde bestehende Körperfärbung beibehält, lassen sich ungefähr im März die Männchen schon äußerlich von den Weibchen unterscheiden. Es tritt bei ersteren eine Rotfärbung der Kehle auf, die aber vorläufig nur eine geringe Ausdehnung gewinnt; längere Zeit verraten die Tiere so die herannahende Brunst, dann — in der Umgebung von Bonn Ende April und Anfang Mai — breitet sich die scharlachrote Kehlfärbung weiter nach hinten aus. Gleichzeitig greift sie auch auf die Kiemendeckel und die seitlichen Teile des Kopfes bis unter die Augen über.

Dieses Hochzeitskleid wird von den einzelnen Männchen nur so lange getragen, wie das Brutgeschäft dauert. Dann erblaßt der schöne Purpur allmählich und das Männchen wird wieder dem Weibchen ähnlich. Wenn also die Brunstperiode auf den Monat Mai verlegt werden muß, so gelingt es doch nicht selten noch Ende Juli Stichlinge in voller Brunst zu fangen. Es handelt sich dann auf jeden Fall nur um Tiere, die erst am Ende des Sommers geschlechtsreif geworden sind, da das Hochzeitskleid derjenigen Männchen, die keine Gelegenheit zur Brutpflege gefunden haben, höchstwahrscheinlich sehr schnell verschwindet. Dafür spricht schon die Be-

obachtung, daß Männchen, deren Brutgeschäft künstlich unterbrochen wird, nach kurzer Zeit ihre Hochzeitsfarben einbüßen.

1. Untersuchung mit schwacher Vergrößerung.

Ich untersuchte lebendige brünstige und ausgebrünstete Stichlinge teils mit unbewaffnetem Auge, teils mit schwacher Vergrößerung unterm Binokular. Die Färbung der einzelnen Körperstellen wurde sofort nach dem lebenden Tiere gezeichnet und darauf eine

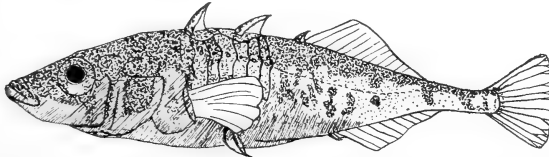


Fig. A. Männlicher Stichling im Hochzeitskleide. Schraffiert: die Verbreitung der Erythrophoren; punktiert: Melanophoren. Länge des Tieres 58 mm.

größere Anzahl von Stücken mit der Skizze verglichen. Figur A und B sollen das Wesentlichste der Körperzeichnung in beiden Geschlechtern veranschaulichen. Kleine Abweichungen von diesem Durchschnitt kommen natürlich vor und sind auch bei dem ständigen Wechsel des Farbentones je nach der Erregung verständlich.

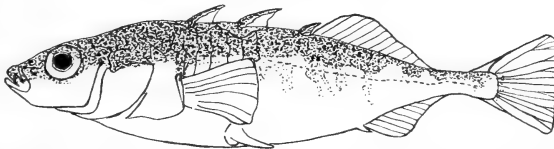


Fig. B. Weiblicher Stichling. Punktiert: Verbreitung der Melanophoren; weiß: Silberglanz. Länge des Tieres 58 mm.

Betrachten wir einen Stichling von der Seite, so fällt uns gleich der für die meisten Fische der oberen Wasserschichten so bezeichnende Gegensatz zwischen Rücken und Bauch auf. Ersterer ist dunkel gefärbt, letzterer für gewöhnlich hell und mehr oder weniger silberig.

Das Gebiet der dorsalen Dunkelfärbung erstreckt sich beim Weibchen am Kopfe ungefähr bis zur Mitte des Intermaxillare, umgreift als schmaler Streifen ventral und caudal das Auge, bedeckt den dorsalen Teil der Wangen¹⁾, des Vordeckels und Kiemendeckels

1) In diesen Bezeichnungen folge ich der Süßwasserfauna Deutschlands von A. BRAUER.

und dehnt sich in einem Zipfel bis zum oberen Rande der Brustflosse aus.

Beim Männchen reicht die dunkle Rückenfärbung während der Brunst am Kopfe viel weiter kehlwärts: die Mitte des Kiemendeckels ist fast schwarz, ebenso verhält es sich mit dem Vordeckel und den Wangen. Dabei nimmt der Rücken des brünstigen Männchens einen ausgesprochenen blauen Ton an, während das Weibchen das ganze Jahr hindurch nur den gewöhnlichen grünen Schimmer zeigt. POUCHET kennt ebenfalls diese Rückenfärbung des brünstigen Männchens und spricht von einem *bleu éclatant*.

Die untere Begrenzung des dunklen Rückenteiles liegt in der hinteren Körperlälfte bei beiden Geschlechtern etwas dorsal von der Seitenlinie.

Auch das Auge verhält sich in seiner Farbe bei Männchen und Weibchen verschieden. Bei diesem ist die Iris allgemein silbern, nur in ihrem dorsalen Teil schwarz gepunktelt und metallisch schimmernd. Bei jenem dagegen bleibt nur der untere Teil der Iris frei von Farbzellen; die übrige Fläche der Regenbogenhaut bietet ein prächtiges Bild wie Metallplättchen, die in allen Farben des Spektrums erglänzen.

Die Seitenflächen und der Bauch des Weibchens zeigen den für viele Fische eigenen Silberglanz. Von der Brustflosse schwanzwärts finden wir Melanophoren, die entweder zerstreut liegen oder sich zu Querstreifen gruppieren. Je weiter nach unten um so spärlicher werden diese Schwarzzellen und schließlich finden wir vom oberen Rande der Leibeshöhle an auf dem Bauche nur noch die reine Silberschicht. Das brünstige Männchen bietet ein ganz anderes Bild. Vom Silberglanz ist hier nichts mehr zu erkennen, an seine Stelle ist ein lebhaftes Rot getreten, das manchmal stellenweise in Orange übergehen kann. Auch das Gebiet der Seitenlinie erscheint durch die größere Anzahl und dichtere Lagerung der unteren Schwarzzellen dunkler als beim Weibchen. Die Lücken zwischen den Melanophoren sind von roten Farbzellen ausgefüllt; ventralwärts, wo die Schwarzzellen spärlicher werden, liegen die roten Zellen dichter und im geschlossenen Zusammenhang, dorsalwärts dagegen nur in kleinen Gruppen oder in einzelnen Stücken. Oberhalb der Seitenlinie schließlich, fallen sie unter den hier überwiegenden Melanophoren nicht mehr ins Auge, fehlen aber nie vollständig.

Die Hochzeitsfärbung, eine Folge innerer Stoffwechselvorgänge, beschränkt sich natürlich nicht nur auf die Oberfläche des Körpers,

nein, auch in der Mundhöhle tritt dasselbe kräftige Rot auf. Der Mundboden und die Kiemenbögen zeichnen sich sogar durch besonders leuchtende Farben aus. Wird das Auge dorsalwärts gerichtet, so sieht man auch den ventralen Boden der Orbita rot gefärbt.

2. Mikroskopische Untersuchung.

Alle diese Färbungserscheinungen des Stichlings werden, wie schon gesagt, durch Chromatophoren verursacht. Vier Arten haben Teil daran: schwarze (Melanophoren), rote und gelbe Lipophoren (Erythrophoren bzw. Xanthophoren) und schließlich die Guanin führenden Guanophoren (Iridocyten POUCHET).

Die Untersuchungsweise der Chromatophoren richtet sich nach der Art der Farbzellen. Da die Melanophoren und Guanophoren sich in Alkohol und Xylol nicht verändern, konnten sie außer im überlebenden Zustande auch im Dauerpräparat studiert werden. Vom gehärteten Tier läßt sich nun die Haut viel leichter abziehen als vom lebenden, und daher gelingt es, für die Dauerpräparate große und gleichmäßig dicke Hautstücke zu verarbeiten. Andererseits verlieren die Guanophoren im Balsam ihre ganze Farbenpracht.

Für Melanophoren eignen sich alle Fixierungsflüssigkeiten, da sie gegen chemische Einwirkung sehr widerstandsfähig sind. Das Guanin der Guanophoren wird von Säuren zerstört, saure Lösungen (Sublimat-Eisessig z. B.) sind daher zu vermeiden. Die besten Erfahrungen habe ich mit 90% igen Alkohol gemacht.

Der Farbstoff der Lipophoren wird durch Alkohol und Xylol ausgezogen, diese Zellen habe ich daher fast nur im Leben untersucht. Zu diesem Zwecke brachte ich Hautstücke in physiologischer Kochsalzlösung unters Deckgläschen, umrandete das Präparat und untersuchte bei Bedarf mit Tauchlinsen. War die Umrandung gelungen, so hielten sich die Hautstücke 3 Tage lang ohne abzustehen. Die Zellen reagierten sogar noch auf Licht. So habe ich oft Hautstücke, deren Xanthophoren geballt waren, auf ein paar Stunden ins Dunkle stellen müssen, und konnte dann alle Stadien der Expansion vorfinden.

Es gelang mir auch von diesen so vergänglichen Gebilden Dauerpräparate herzustellen. Das sicherste war ein Einlegen in 25% ige Glycerinlösung und Einschluß in Gelatinylycerin. Das Aufheben in Glycerin scheint keinen nachteiligen Einfluß auf die Zellen zu haben; Stücke von Stichlingsköpfen erwiesen sich nach 4jährigem Liegen in Glycerin genau so lebensfrisch in den

Farben wie soeben gefangene Tiere. Man achte nur darauf, daß das Glycerin chemisch rein, besonders aber säurefrei ist.

POUCHET ist es gelungen, Krebslipochrom mit Osmiumgemischen zu schwärzen und die Fette dadurch unlöslich zu machen. Auch W. J. SCHMIDT benutzte bei seinen Untersuchungen der Reptilienchromatophoren das starke FLEMING'sche Gemisch und konnte so auf Schnitten die Lipophoren studieren. Abgezogene Haut gab keine brauchbaren Präparate, da sie durch die Osmierung zu undurchsichtig wurde. In dieser Hinsicht erwies sich die Stichlingshaut als günstiger. Ich konnte dicke Hautstücke (z. B. aufgespannte Kehlhaut, das ganze Schädeldach usw.) im Balsampräparat zur Untersuchung der Lipophoren benutzen. Zur Fixierung kamen ganze Tiere auf 24 Stunden ins starke FLEMING'sche Gemisch, wurden dann 24 Stunden lang ausgewaschen, entwässert und Teile davon in Balsam eingeschlossen. Die dunkelschwarz gewordenen Lipophoren heben sich deutlich von den bräunlich aussehenden Melanophoren ab. Durch Form und Lage ließen sich auch die gelben von den roten unterscheiden.

Daß wir es beim Stichling mit echtem Lipochrom zu tun haben, zeigte die Probe mit konzentrierter Schwefelsäure. Wurden Hautstücke unterm Deckgläschen damit behandelt, so schlug die Farbe aus Gelb oder Rot in Dunkelgrün über.

Die Melanophoren. Am verbreitetsten unter den Farbzellen sind die Melanophoren. Sie rufen die Dunkelfärbung hervor und finden sich auf dem Rücken, an den Seiten, auf den Flossen, Kiemenblättchen, kurz überall dort, wo wir äußerlich eine Dunkelfärbung mit bloßem Auge wahrnehmen. Auch innerlich kleiden sie die Leibeshöhle aus, bedecken den Hoden — nicht aber das Ovar —, umhüllen Blutgefäße, Wirbelsäule usw. In der Haut liegen sie meistens in zwei Lagen, einer oberflächlichen, die direkt unter der Epidermis liegt, und einer tieferen, die in den untersten Schichten des Koriums sich ausbreitet. Die ersteren sind bräunlich und kleiner als die völlig schwarzen letzteren. Nicht nur die Anzahl der Melanophoren, auch der Zustand der Ballung ist natürlich für den Farbeffekt von Wichtigkeit. Daher sind an dunklen Körperstellen die Melanophoren nicht nur sehr zahlreich, sondern auch stark expandiert. Über Zellfeinheiten habe ich nichts Neues zu berichten; Zweikernigkeit wurde häufig, Dreikernigkeit selten beobachtet. Sphären waren oft sehr deutlich sichtbar.

Die Xanthophoren. Im Korium der Haut verstreut, auf

derselben Höhe wie die Melanophoren finde ich auch die Xanthophoren, Lipophoren, die einen gelben an Fett gebundenen Farbstoff führen. Sie sind nicht einmal halb so groß wie die kleinsten Schwarzzellen und zeigen im expandierten Zustande nicht den radiären Bau wie er für die Melanophoren typisch ist: die Zellarme erstrecken sich unregelmäßig, manchmal nur nach einer Seite, oft kann man von einer Zentralscheibe gar nicht sprechen (Fig. 1 bis 3 der Taf. 1). Die Fortsätze sind so mannigfaltig gestaltet, daß wir zwischen faden- und lappenförmigen alle Übergänge finden. Eine ganz expandierte Xanthophore, wie sie Fig. 1 der Taf. 1 zeigt, erscheint fast wie ein vielfach durchlöchertes gelbes Plasmahäutchen oder gar wie ein Netzwerk. Ein paar dieser Löcher sind vielleicht ausgesparte Lücken, die dem Kern entsprechen; daß wir es aber auch sonst nicht mit einem Netzwerk zu tun haben, sieht man bei starker Vergrößerung und ausgiebigem Gebrauch der Mikrometerschraube. Wenn zwei Fortsätze miteinander zusammenzufießen scheinen, so ist es in Wirklichkeit immer ein Drunter- und Drüberhinziehen der Zellarme. In der Fig. 1 habe ich das darzustellen versucht, indem ich die unters Gesichtsfeld fallenden Zellarme undeutlicher, d. h. heller gezeichnet habe.

Je mehr das Lipochrom sich ballt, um so radiärer wird die Xanthophore, und in völliger Ballung ist sie dann auch ganz rund mit einem oft sehr deutlichen Erythrom (Taf. 1 Fig. 4). Der Inhalt der Zelle besteht aus einer sehr feinen Körnelung, die mit den stärksten Vergrößerungen kaum aufgelöst werden kann.

POUCHET hat diese Xanthophoren auch gesehen. Er sagt darüber ungefähr folgendes: die Zellen sind immer gelb pigmentiert, die Zellmitte — POUCHET hält sie für den Kern, meint aber wohl unser Erythrom — ist von einer schönen Orangefarbe, der Zellkörper fein gekörnelt ohne eigentliche Zellmembran. Die Gestalt ist gewöhnlich eiförmig und erinnert wenig an den Bau der Melanophoren. Ihrem Aussehen nach seien diese Zellen im Begriff, sich zurückzubilden, oder sind es schon. Zu Gruppen vereinigt oder einzeln liegen sie im Korium der Haut und in der Schwanzflosse zwischen den Strahlen. Ihre Länge ist 20—40 μ , der Durchmesser der „Kerne“ beträgt 3—4 μ .

Interessant ist eine räumliche Beziehung dieser Zellen zu den Melanophoren. Man findet sie nur dort, wo Schwarzzellen vorhanden sind, und dann ordnen sie sich in mehreren konzentrischen Kreisen um diese, wie es meine Fig. 5 der Taf. 1 für einen Teil einer

Schwarzzelle zeigt. Expandiert sich nun die Melanophore, so gelangt ihr Pigment der Reihe nach zu immer mehr Gelbzellen. Dabei umfließt das Plasma der Schwarzzelle, wahrscheinlich infolge seiner starken Adhäsion zum Plasma der anderen Chromatophoren, die Xanthophore und schaltet sie auf diese Weise optisch aus. Daß wir es hier nicht mit einem einfachen Überdecken zu tun haben, zeigt schon das Spiel mit der Mikrometerschraube. Außerdem kann man beobachten, daß die Zellarme einer Melanophore von verschiedenen Seiten kleine Fortsätze nach einer Xanthophore aussenden (vgl. Fig. 5) und sich nur so weit verbreitern, wie die Gelbzelle reicht.

Je nach der Größe der Expansion der Schwarzzelle werden nun verschieden viele Gelbzellen von den Pigmentarmen erreicht, und bei starker Expansion sieht man nur sehr wenige Xanthophoren zwischen den Melanophoren. Ist letztere dagegen geballt, so liegen die Gelbzellen frei im Gewebe, und nur die Xanthophoren, die der Melanophorenscheibe am nächsten sind, werden von dem schwarzen Pigment eingehüllt und schauen aus diesem nur mit einer Kuppe heraus (Fig. 6 u. 7 der Taf. 1).

Von Chromatophorenorganen im BALLOWITZ'schen Sinne können wir hier nicht sprechen, dazu ist die Vereinigung viel zu locker; funktionell sind aber die Schwarz- und Gelbzellen durch ihr gegenseitiges Verhalten fast ebenso leistungsfähig wie manche von den BALLOWITZ'schen Chromatophorenorganen. Am nächsten kommt den eben geschilderten Verhältnissen die Schilderung BALLOWITZ's über die Vereinigung der Melanophoren und Erythrophoren bei Gobiiden. Auch dort ist das Zusammengehen nur durch das zufällige Zusammenliegen bedingt und wird nur auffallender, weil die Größe der beiden Chromatophoren die gleiche ist. Ich habe diese Erscheinung beim Stichling nur etwas genauer behandelt, weil sie, wie wir später sehen werden, für die Erklärung einer Farbenwirkung wichtig ist.

Die Erythrophoren. Außer den Melanophoren und den gelben Lipophoren (Xanthophoren) kommen auch rote Lipophoren beim Stichling vor, die ich mit BALLOWITZ kurz Erythrophoren nennen will. Sie sind auf das männliche Geschlecht beschränkt, treten aber auch hier nur während der Brunst auf. Den Weibchen fehlen sie vollständig. Ihre Größe ist die der oberflächlichen Melanophoren und dadurch unterscheiden sie sich schon von den Xanthophoren. Außerdem sind sie fast immer in der obersten Lage

des Koriums anzutreffen, liegen also über all den anderen Chromatophoren.

Die Kerne sind schwer zu sehen. Nur bei halb expandierten Zellen konnte ich sie mit Bestimmtheit feststellen. Fast immer waren es zwei. Länglichoval von Gestalt, liegen sie dann gewöhnlich in einem Winkel zueinander, mehr oder weniger aus der Zellscheibe herausragend. In der Spitze der Ausläufer habe ich beim Stichling niemals Kerne beobachtet, wie sie BALLOWITZ gesehen hat. Andererseits sah ich ein paarmal die beiden Kerne einer Erythrophore sich auf dem Durchmesser der Zellscheibe gegenüberliegen. Zwischen ihnen befand sich die in diesem Falle sehr deutliche Sphäre. Im allgemeinen ist letztere bei halb geballten Erythrophoren nicht schwer zu beobachten.

Ganz geballte Rotzellen habe ich nur sehr selten gesehen. Für gewöhnlich sind sie expandiert (Fig. 8 u. 9 der Taf. 1). Die Verästelung ist ziemlich radiär und auch hierin gleichen sie den Melanophoren und unterscheiden sich von den Xanthophoren. Peripherwärts werden die Zellarme immer schlanker, doch erfolgt diese Verjüngung nicht ganz regelmäßig. Stellenweise treten Verdickungen auf, in denen sich der Farbstoff staut und deutlicher wird (Fig. 9 der Taf. 1). Letzterer ist an feine Tröpfchen gebunden, die größer sind als die kaum sichtbaren Körnchen der Xanthophoren. Die Rotfärbung dieser Zellen ist nicht nur eine Folge ihrer Größe, beruht also nicht darauf, daß das Licht hier durch eine dickere Schicht als bei den Gelbzellen dringen muß; auch in der dünnsten Lage bleibt die Farbe unverändert rot. Darum kann man auch bei stärkster Vergrößerung einen dünnen Fortsatz einer Xanthophore von dem einer Erythrophore mit Sicherheit unterscheiden. Man muß nur scharf einstellen, denn im unscharfen Bilde gibt ein flaches Erythrophorenstück leicht einen gelben Schimmer.

Bei völliger Ballung nehmen die Rotzellen Kugelform an. Liegen sie dabei nah aneinander, so können sie sich zu unregelmäßigen Haufen oder Ringen zusammenfügen, an denen man die einzelnen Elemente nicht mehr feststellen kann. In diesem Falle ergeben sich Bilder, wie sie BALLOWITZ für die Gobiiden beschrieben und als Chromatophorenvereinigungen bezeichnet hat.

Außer dieser gewöhnlichen Form von Erythrophoren kommt noch eine etwas abgeänderte auf den Kiemenbogen der Männchen vor. Hier sind die Rotzellen ziemlich klein, die Zellarme zeichnen sich durch fadenförmige Gestalt aus wie sie die Fig. 10 der Taf. 1

darstellt. Auch hier vereinigen sie sich nicht zu einem Netze, sondern ziehen übereinander weg. Kerne habe ich nicht gesehen.

Wodurch diese eigentümliche Gestalt der Zellen bedingt wird, weiß ich nicht. Als nächstliegende Erklärung könnte man ja die Ansicht von PROWAZEK anführen, „daß die Pigmentzellen den Linien des geringeren gleichartigen histologischen Widerstandes folgen und auch in diesem Sinne ihre Fortsätze ausstrecken“. Das Gewebe der Kiemenbogen müßte also so dicht sein, daß die Zellarme der Erythrophoren sich nur als ganz dünne Fäden in die Gewebslücken einschieben können. Nun entstehen aber nach dem Verschwinden der Rotzellen auf derselben Stelle der Kiemenbogen Xanthophoren, die einer normalen Gelbzelle mit breiten Pigmentarmen vollständig gleichen. Nur erneute Untersuchungen können hier Klarheit bringen.

Wie gesagt, liegen die Erythrophoren in der Haut über allen anderen Farbzellen und daher sind Chromatophorenorgane im Sinne von BALLOWITZ für gewöhnlich ausgeschlossen. Unter den zahlreichen Stichlingsmännchen, die ich untersuchte, fand sich aber ein Tier, bei dem Vereinigungen zwischen Erythrophoren und Melanophoren ganz regelmäßig vorkamen. Bei anderen wieder fanden sich solche Vereinigungen nur ganz ausnahmsweise. Die Untersuchung dieser Zellvereinigungen ergab Bilder, wie sie BALLOWITZ¹⁾ so zahlreich und meisterhaft festgehalten hat. Ich kann also hier, um Wiederholungen zu vermeiden, auf jene Arbeit verweisen, zumal da die eben für den Stichling geschilderten Fälle von Chromatophorenvereinigungen immer nur Ausnahmen sind. Erwähnen will ich aber noch, daß ich gleichfalls Chromatophorenvereinigungen gesehen habe, deren eine Seite eine Rot-, die andere eine Schwarzzelle bildet. Auch ein röhrenförmiges Umfließen der Erythrophorenarme durch die Melanophore wurde beobachtet.

Die geringe Neigung der Rotzellen zur Vereinigung mit anderen Chromatophoren erklärt sich, wie schon gesagt, aus ihrer Lage, denn bei einer solchen Vereinigung zwischen einer Erythro- und Melanophore muß entweder die erstere tiefer gerückt sein, oder die letztere im Korium nach der Epidermis zu verlagert worden sein. Dann erst wird durch die Adhäsion des Melanophorenplasmas ein Umfließen und Vereinigen der beiden Zellen möglich.

Die Guanophoren. Die Guanophoren oder Iridocyten sind Zellen, die Guaninkristalle enthalten und dadurch einen bestimmten

1) In: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 106, 1913.

optischen Eindruck hervorrufen. Beim Stichling ist nicht nur ihre Gestalt bei beiden Geschlechtern verschieden, sondern auch die Verbreitung, Lagerung und Häufigkeit bildet während der Brunst ein festes Merkmal des Männchens und des Weibchens. Was die Gestalt anbetrifft, so lassen sich die Zellen beim Männchen sehr schön studieren, denn hier sind die Zellgrenzen scharf, die Zellen liegen locker aneinanderstoßend in Haufen, die durch lange Ketten von Zellen miteinander verbunden sind (Fig. C). Die Zellen sind schwach irisierend, die Anzahl der Krystalle und die Dicke der Krystallage scheint nicht groß zu sein. Wenn Kerne in den Zellen als ausgesparte Lücken sichtbar wurden, so waren sie immer in der Einzahl; wenigstens habe ich niemals Mehrkernigkeit festgestellt.

Im Gegensatz zum Männchen besitzt das Weibchen nun in seinen seitlichen und ventralen Teilen eine völlig zusammenhängende Lage von Guaninzellen, die womöglich mehrschichtig ist. Untersucht habe ich diese Verhältnisse auf Schnitten nicht, im Totalbilde fällt nur die völlige Undurchsichtigkeit auf. Zellgrenzen sind nicht festzustellen, man sieht nur lange, gleichartig gerichtete nadelförmige Krystalle. Nur in dem Rückenteil, wo der Silberglanz nicht vorhanden ist, stoßen wir auf Verhältnisse, wie sie für die Männchen beschrieben wurden. Hier liegen die Guanophoren auch netzförmig angeordnet und haben denselben Bau wie die der Männchen. Ein streifiges Aussehen der Guaninlage kommt beim Männchen nur im oberen Teil des Augapfels vor, aber auch hier ist diese Lage wesentlich schwächer ausgebildet als beim weiblichen Bulbus.

Erwähnt sei noch, daß POUCHET die Guanophoren des brünstigen Männchens gesehen hat und sie als das geeignetste Objekt zum Studium von „dünnen Plättchen“ rühmt.

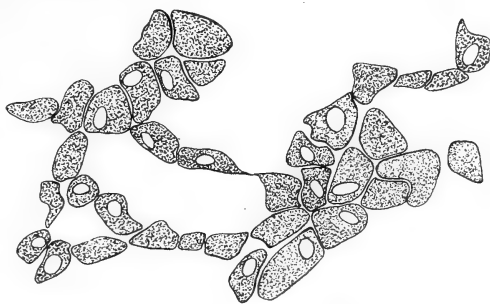


Fig. C. Guanophoren vom Stichlingsmännchen. Nach dem Leben. Kiemendeckel. Ok. 6. Obj. C.

Die Verteilung der Chromatophoren in den einzelnen Körpergebieten.

Wir haben also gesehen, daß die Männchen in der Brunstzeit vor den Weibchen durch die Erythrophoren ausgezeichnet sind, daß bei ihnen die Melanophoren über größere Gebiete sich ausbreiten, daß dagegen die Guanophoren außerordentlich zurücktreten. Nach Aufhören der Brunst verlieren sich beim Männchen die Erythrophoren, die Verschiedenheiten in den Guanophoren gleichen sich aus, und nur an den Melanophoren kann man eine Zeitlang die beiden Geschlechter auseinanderhalten. Liegt die Brunstzeit weit zurück, so schwindet auch in diesem Punkte jeder Unterschied zwischen den Geschlechtern.

Nun bleibt mir noch übrig die Verbreitung der einzelnen Farbzellen in den verschiedenen Körpergebieten beim Männchen und Weibchen zu besprechen.

Im Rücken kommen zu unterst große, beim Männchen während der Brunst immer sehr stark expandierte Melanophoren vor. Darüber liegen Netze oder Sterne bildend die Guaninzellen (Fig. C). Sehr reichlich sind die Gelbzellen zu finden, die beim Weibchen vielleicht zahlreicher sind. Ob wir es tatsächlich mit einem zahlenmäßigen Überwiegen zu tun haben, konnte ich nicht entscheiden, möglicherweise erscheint die Anzahl dieser Chromatophoren bei den Männchen nur geringer, weil eine große Anzahl von ihnen durch Melanophoren unsichtbar gemacht wird. Ganz zu oberst, unter der Epidermis, liegen die kleinen Melanophoren, die beim Männchen während der Brunst ebenso wie die unteren dauernd stark expandiert sind. Die Gesamtwirkung all dieser Chromatophoren des Rückens ist ohne weiteres verständlich. Die Guanophoren über der dunklen Schicht der unteren Melanophorenlage bilden ein trübes Medium und würden uns den Stichlingsrücken blau erscheinen lassen, wenn nicht die überall zerstreuten Gelbzellen diese Farbe in Grün verwandeln würden. So ist es auch tatsächlich beim Weibchen. Beim brünstigen Männchen dagegen schalten die stark expandierten Melanophoren durch Umfließen fast sämtliche Gelbzellen aus und dadurch ergibt sich sekundär eine blaue Farbe des Rückens.

Die Seiten unterscheiden sich nur graduell von dem Rücken. Je weiter wir nach unten gehen um so spärlicher werden die Melanophoren und ebenso die Xanthophoren. Dann treten an Stelle dieser Zellen beim brünstigen Männchen die Erythrophoren auf. Das

Guanin dagegen, beim Männchen sehr spärlich, entwickelt sich beim Weibchen zur dichten undurchdringlichen Silberschicht.

Ein farbenprächtiges Bild bietet der abgeschnittene Kiemen- deckel des brünstigen Männchens, wenn man ihn lebend unterm Mikroskop im durchfallenden Licht untersucht. Die zu oberst liegenden Rotzellen harmonieren in ihrem Farbenton gut mit den Xanthophoren und den braunen bis tiefschwarzen Schattierungen der Melanophoren. Die Guaninzellen leuchten wiederum als einzelne violette, blaue, grüne, gelbe und rötliche Scheiben zwischen den anderen Chromatophoren auf. Himmelblaue und rötlich-violette Guanophoren herrschen vor, daneben trifft man häufig schmutzige- graue. Im auffallenden Lichte nehmen sie die komplementären Farben an. Die Melanophoren, die selten in Haufen vorkommen, liegen meistens höher als die Guaninzellen, nur einige ihrer Pigment- arme werden von letzteren bedeckt. Wie eintönig erscheint uns der weibliche Kiemendeckel, wenn wir ihn dieser Farbenpracht gegenüberhalten. Eine dicke, im auffallenden Lichte schwach bläuliche bis gelbliche Guaninschicht macht das Präparat fast un- durchsichtlich. Lückenlos müssen hier die Guanophoren aneinander schließen; von Zellgrenzen ist nichts zu sehen; nur die gleich- gerichteten Krystalle beherrschen das Gesichtsfeld. Ein paar Melano- phoren sind vorhanden, ebenso ein paar Xanthophoren.

Auf der Bauchseite kommen beim Weibchen nur Guanophoren, beim Männchen außerdem noch Erythrophoren vor. Die Unterschiede in den Guanophoren zwischen den beiden Geschlechtern, wie wir sie im Kiemendeckel und in den Körperseiten kennen gelernt haben, sind hier ebenso deutlich; auch die Kehle macht in dieser Hinsicht keine Ausnahme.

Den Flossenstrahlen entlang breiten sich kleine Schwarzzellen aus, neben ihnen oder gewöhnlich auch über ihnen liegen zahlreiche Gelbzellen, die bis zur Spitze der Flossenstrahlen sich ausbreiten und dort besonders häufig sind. Beim Vergleich der beiden Ge- schlechter ergab sich, daß die Schwarzzellen beim brünstigen Männchen zahlreicher sind als beim Weibchen; bei ersteren können außerdem noch an dem dicken Hautwulst der Flossenbasis Rotzellen vorkommen, auf die Flosse selbst greifen sie aber nie über.

Über die Rotfärbung der Kiemenbogen und die Erythrophoren dieses Gebietes wurde schon weiter oben gesprochen. Interessant ist, daß die Erythrophoren auf den Kiemenbogen selbst beschränkt sind; diesem fehlen wieder die Melanophoren, die sich nur auf den

Kiemenblättchen ausbreiten und bis an ihre periphere Spitze ziehen. Die Schwarzzellen sind nicht so extrem fadenförmig wie die Erythrophen und liegen direkt unterm Epithel. Beim Weibchen finde ich an den Kiemenbogen nur Schwarzzellen; Gelbzellen, und natürlich die Rotzellen, fehlen. Nur bei einem Weibchen traf ich eine einzige Gelbzelle an. Bei der Untersuchung der Kiemenbogen muß man darauf achten, daß die Tiere ordentlich ausgeblutet sind, sonst erzeugen die in den Blutgefäßen zurückgebliebenen Blutkörperchen einen gelben Schein und täuschen bei geringer Vergrößerung Xanthophoren vor.

Was nun das Zustandekommen der Irisfarbe betrifft, so ergibt die mikroskopische Untersuchung beim Weibchen eine zusammenhängende Guanophorenschicht, auf der ein paar Melanophoren sich ausbreiten. Beim Männchen dagegen ist diese Guaninschicht nur im unteren Teile vorhanden; sonst treffen wir nur spärliche Guaninzellen, die nicht imstande sind, eine Reflexionsschicht zu bilden, auf dem darunter liegenden schwarzen Pigment aber als trübes Medium wirken und die Blaufärbung hervorrufen.

So groß nun die Verschiedenheiten der brünstigen Männchen und Weibchen sind, so gering und unscheinbar werden sie nach Verlust des Hochzeitskleides. Nach dem Schwinden der Erythrophen tritt an ihre Stelle der Silberglanz, deren morphologisch-histologische Grundlage, wie beim Weibchen, eine zusammenhängende Guanophorenschicht ist.

Die Erythrophen scheinen sich am längsten in der Mundhöhle und in den Kiemenbogen zu erhalten. Während die ausgebrünsteten Männchen äußerlich schon keine Spur von Rotfärbung zeigten, erwiesen sich die Kiemenbogen mit Farbzellen bedeckt, die in ihrem Ton zwischen den gelben und roten stehen und auch in ihrer Gestalt nicht so fadenförmige Zellarme besitzen wie bei brünstigen Männchen.

Vielleicht wird der rote fettige Farbstoff beim Abbau in einen gelben übergeführt. Darauf weist z. B. folgende Beobachtung. Die Kehle des Weibchen und völlig ausgebrünsteten Männchen enthält keine Guanophoren. Bei ausbrünstenden Männchen, die nur noch am vordersten Teil des Unterkiefers einen rötlichen Schein aufweisen, finde ich in dem kaudaleren Teil der Kehle zahlreiche Gelbzellen, die durch ihre Lage mit den hier vorhanden gewesenen Rotzellen in irgendeine Beziehung zu bringen sind. Nur genauere Unter-

suchungen über diese Frage können Licht auf das jährliche Werden und Vergehen dieser Gebilde werfen.

Ein Zugrundegehen der Chromatophoren brauchen wir nicht anzunehmen, da ja schon der Verbrauch der in ihnen abgelagerten farbigen Stoffwechselprodukte sie unsichtbar machen würde und gleichsam ihr Verschwinden vortäuschen könnte. Im gleichen Sinne sagt POUCHET: „Les chromatophores peuvent très vraisemblablement exister sans contenir de pigment“. Auch PROWAZEK berichtet, daß er bei einem jungen Fisch einer *Pleuronectes*-Art „gelbe Zellen“ beobachtet hat, die aber farblos waren.

Viele Forscher sehen heute die Körperfärbung als etwas für das Tier gleichgültiges an, sprechen ihr sowohl einen Nutzen wie Schaden für das Geschöpf ab und betrachten jedes Auftreten von Farben als eine zufällige Erscheinung des Stoffwechsels. Sie weisen darauf hin, daß das Gelb des Dotters, das Blau des Kupfersulfates usw. doch auch nur von ihrer chemischen Zusammensetzung oder zufälligen äußeren Struktur abhängen. Dieser Gedanke enthält zweifellos manches Richtige, er kann aber nicht alle Erscheinungen des tierischen Farbenkleides erklären.

Ein reiner Stoffwechselvorgang bedingt zweifellos das Hochzeitskleid, wie ich es eben für den Stichling genauer geschildert habe. Wir sehen hier, wie beim Männchen ein roter Farbstoff in Pigmentzellen abgelagert wird, zu einer Zeit, wo auch die Geschlechtsorgane heranreifen; wir sehen, daß daneben ein anderer Zellinhalt, das Guanin, gelöst und in den Stoffwechsel hineingezogen wird. Trotz dieser sichtbaren Beziehung zum Stoffwechsel will ich dem Guanin doch seine biologische Aufgabe nicht absprechen und schließe mich in diesem Punkte ganz den Ausführungen von POPOFF an. Es wäre ja sonst zu merkwürdig, daß nur die pelagischen Fische diesen Silberglanz so ausgeprägt und so regelmäßig in seiner Verteilung aufweisen. Nach POPOFF ist das Guanin ein Stoffwechselprodukt, das in der Haut abgelagert wird. Seine Verteilung ist bei pelagischen Fischen durch Selektion hervorgerufen, denn wenn es auf der unteren Körperseite sich ansammelt, dient es dem Fisch als Schutzfärbung auf der total reflektierenden daher silberigen Unterseite des Wassers. Die Stellung der Augen ist bei den Fischen ja gewöhnlich so, daß der größte Teils des Gesichtsfeldes außerhalb des Grenzwinkels fällt: die Fische sehen also nur mit einem kleinen Teil der Retina in die Luft, mit dem größten aber ins Wasser.

Schützen soll diese silberige Unterseite sie aber vor Raubfischen,

die sich nach POPOFF um so tiefer aufhalten, je größer sie sind. Die silberige Unterseite der Fische findet also eine einleuchtende Erklärung in der Annahme einer Mimikryfärbung gegenüber der spiegelnden Unterseite der Wasseroberfläche. Und gerade der Stichling ermuntert dazu, diesen Gedanken weiter zu spinnen. Gewöhnlich halten sich beide Geschlechter an der Oberfläche des Wassers auf; sie zeigen dann auch eine silberige Unterseite. Das Männchen dagegen zieht in der Brunst mehr den Boden der Gewässer vor, wo sein Nest sich befindet. Ein Beobachten von unten her ist also für das Tier um diese Zeit nicht zu befürchten und daher kann sich das Männchen auch die lebhaft gefärbte Unterseite leisten. Vielleicht ist damit die Aufgabe des Guanins noch nicht erschöpft, vielleicht leistet es auch als Lichtschirm dem Körper wichtige Dienste.

Wie die Guanophoren in ihrer Verbreitung nicht nur von den Stoffwechselvorgängen abhängig sind, so auch die Melanophoren in noch größerem Maße. Ihre Lage und ihre Verteilung im Tierkörper deutet viel mehr auf eine Schutzwirkung gegen die Schädigung durch Licht hin. Diese ist vielleicht wichtiger als die oft verfochtene Lehre von der Schutzfärbung, die den Rücken der pelagischen Fische zum Schutz gegen Vögel dunkel haben will. Müßten aber nicht die Melanophoren gerade auch am Rücken des Tieres sich ansammeln, wenn sie das im Wasser immer von oben einstrahlende Licht von den Geweben des Tieres abhalten sollen? Ich habe bei den Färbungsuntersuchungen der Stichlinge häufig den Tieren die Haut auf beiden Seiten des Körpers abgezogen und war jedesmal erstaunt über die fast vollständige Durchsichtigkeit des abgehäuteten Tieres.

Ist es nicht auffällig, daß die Melanophoren gerade dort vorkommen, wo wichtige Organe liegen? Die Blutgefäße verraten sich gerade leicht durch ihre Pigmentierung. Auch in den Flossen, wo sie zwischen den Halbstrahlen liegen, finden sich die Melanophoren in der Nähe der Blutgefäßstämmchen. Daß von dem Kiemenapparat nur die Kiemenblättchen schwarze Pigmentzellen führen, wurde schon erwähnt. Das Rückenmark wird im Schwanzteil des Tieres auch auf allen Seiten von Melanophoren geschützt; im Rumpf dagegen scheint die dicke Muskellage ringsherum schon ein genügend starker Lichtschutz zu sein. Darum fehlen im Rumpf die Melanophoren um die Wirbelsäule. Die ganze Leibeshöhle ist innen dicht mit Pigmentzellen bedeckt und außerdem noch einzelne Organe.

So z. B. sind die Hoden stark pigmentiert, das Ovar dagegen bleibt hell, die Eier scheinen also gegen eine Bestrahlung nicht so empfindlich zu sein wie gerade die generativen Teile des Hodens. Gelingt es ja sogar nach TANDLER bei Säugern alle Fortpflanzungselemente des Hodens durch Röntgenstrahlen abzutöten. Daß dasselbe auch für die Eier des Ovars möglich ist, habe ich nirgends in der Literatur gefunden, was schon vielleicht gegen diese Annahme sprechen kann.

Die Schutzwirkung des Pigments im Auge selbst ist ja bekannt und braucht nicht näher erörtert zu werden.

Wir sehen also, daß die Fischfarben nicht einfach als äußere Zeichen des Stoffwechsels zu deuten sind. Daß die Chromatophoren durch ihren Inhalt das schädliche Licht absorbieren, daß sie als Guanophoren den Fisch schützen, haben wir schon gesehen. Es gibt aber auch Chromatophoren, denen eine aktiv-optische Aufgabe zufällt. Ich denke dabei an die Farbzellen, die zur Mimikry dienen. Gerade ihre Veränderung je nach der Umgebung spricht gegen ein bloßes Stoffwechselprodukt. Wie vollkommen die Zellen die Farb-anpassung erreichen ist ja bekannt. Ich brauche nur an die hübsche Untersuchung von HEINCKE (Lit., S. 140) zu erinnern, an die POUCHET'sche Arbeit und an die häufig beschriebene Anpassungskunst unserer Pleuronectiden.

Die Muskulatur.

Zur Untersuchung der Flossenmuskulatur wurden die einzelnen Muskeln der Brustflosse herauspräpariert, quergeschnitten und mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Die Rumpfmuskulatur habe ich an denselben Präparaten studiert, die für das Rückenmark angefertigt wurden. Für die Schwanzgegend dagegen wurden besondere Hämatoxylin-Eosin-Querschnitte von Formolmaterial hergestellt.

Die Brustflosse heftet sich beim Stichling an den gleich hinter der Kiemenspalte gelegenen Schultergürtel. Ihre basalen, bandförmigen Skeletteile liegen unter der Körperoberfläche und werden auf beiden Breitseiten von Muskeln bedeckt. Da diese 2 Systeme vor allem für die Bewegung der Flosse in Frage kommen, wurden sie genauer untersucht. Ich will den einen Muskel, der zwischen Epidermis und Flossenskelet liegt, kurz als äußeren, den anderen, der sich an das Skelet nach der Leibeshöhle zu anschließt, als den

inneren Flossenmuskel bezeichnen. Der letztere — die kleinen Bündel zur Entfaltung der Flosse wurden nicht berücksichtigt — stellt einen Komplex gleichgerichteter paralleler Fasern dar, während die Fasern des ersteren, zu einigen Bündeln zusammengefaßt, von den Flossenstrahlen divergierend, sich in großer Breite am Cleithrum

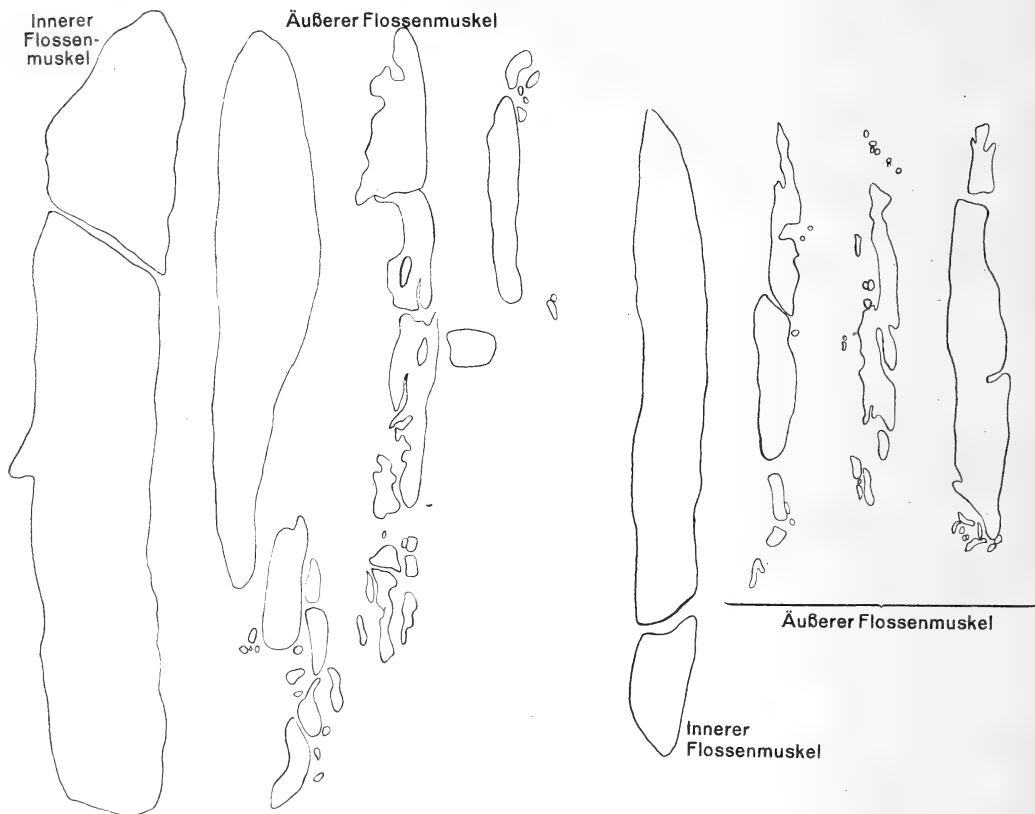


Fig. Da. Flossenmuskelumrisse eines Männchens.

Fig. Db. Flossenmuskelumrisse eines Weibchens von gleicher Körpergröße wie das Männchen in Fig. Da.

ansetzen. Durch diesen Verlauf erhält der äußere Muskel eine Beckige Gestalt. Für die Vergleichung kamen nur Querschnitte in Frage; diese ließen sich beim inneren Flossenmuskel ohne weiteres machen, beim äußeren dagegen war ich gezwungen, die einzelnen durcheinander geflochtenen Muskelbündelchen zu trennen und parallel zu ordnen.

Die beiden Flossenmuskeln erweisen sich im männlichen Geschlecht bedeutend stärker als im weiblichen. Die Fig. Da u. Db. zeigt die Umrisse der gesamten Flossenmuskulatur eines gleichgroßen Pärchens. Links ist jedesmal der Querschnitt des inneren Flossenmuskels dargestellt. Die Untersuchung ging von der Voraussetzung aus, daß sich auch histologisch Verschiedenheiten zeigen könnten, da das Männchen lange Zeit dem Neste und der jungen Brut mit seinen Flossen frisches Wasser zufächelt. Diese andauernde gleichmäßige Bewegung ließ einen großen Protoplasmareichtum der Fasern erwarten. Die Untersuchung bestätigte diese Annahme nur

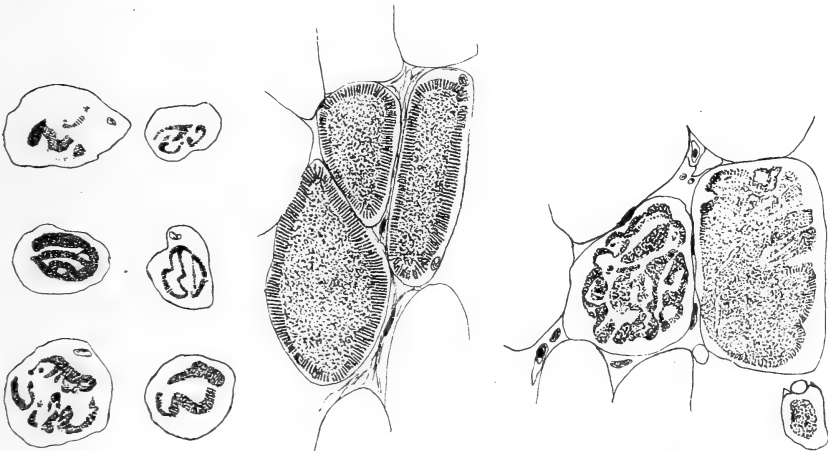


Fig. E. Querschnitte plasmareicher Muskel-fasern.

Fig. F. Querschnitte plasmaarmer Muskel-fasern.

Fig. G. Muskelfaserquerschnitte. Übergangsformen.

für die äußere Flossenmuskulatur. Zuerst ergab sich, daß jeder Flossenmuskel sowohl plasmareiche wie plasmaarme Fasern enthält. In den dünnsten Fasern, wie sie Fig. E zeigt, sind die Fibrillen meistens zu Bändern, Schleifen, Ringen oder Teilen davon angeordnet. Das Sarkoplasma dringt in tiefen Buchten zwischen die Fibrillen ein, trennt einzelne Fibrillenkomplexe von der großen Masse ab, zerlegt Bänder in einzelne Stücke und bringt schließlich auf diese Weise mannigfache Querschnitte zustande. Die einzelnen Fibrillen sind von außergewöhnlicher Dicke und neigen dazu mit benachbarten zu verkleben. Infolgedessen färben sie sich auch besonders stark mit Eisenhämatoxylin. Während man beim Differenzieren die Fibrillen plasmaarmer Fasern schon ganz entfärbt hat, erscheinen plasmareiche Fibrillen noch tief schwarz.

Fig. F bringt protoplasmaarme Fasern. Wir sehen, wie hier die Fibrillen den ganzen Innenraum der Faser ausfüllen und das Sarcoplasma auf die Peripherie beschränkt bleibt. Übergänge zwischen diesen beiden Extremen bilden Fasern, wie sie Fig. G darstellt. In der Größe des Querschnitts ähneln sie plasmaarmen,

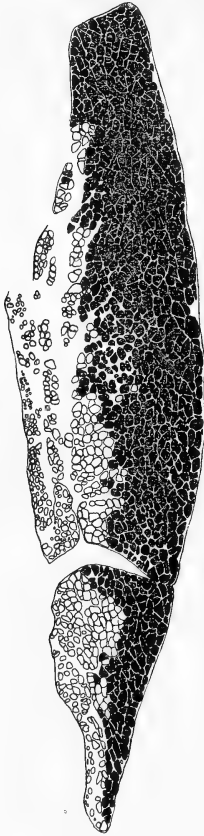


Fig. Ha. Querschnitt des inneren Flossenmuskels eines Männchens.



Fig. Hb. Querschnitt des inneren Flossenmuskels eines gleichgroßen Weibchens.

in der Fibrillenordnung teils plasmaarmen, teils plasmareichen Fasern. Und doch wird man bei genauem Zusehen nie schwankend sein, ob man eine dieser Fasern als plasmaarm oder -reich ansprechen soll.

Wenden wir uns jetzt wieder dem inneren Flossenmuskel zu und betrachten das Verhältnis von plasmaarmen und -reichen Fasern. Fig. Ha u. Hb soll die Verhältnisse veranschaulichen. Zu diesem

Zwecke wurden die Fasern der Muskeln mit dem Zeichenapparat genau gezeichnet und dann bei starker Vergrößerung der Plasma-reichtum jeder Faser festgestellt. Plasmaarme Fasern (wie Fig. F) wurden schwarz gefärbt, plasmareiche (wie Fig. E) weiß gelassen. Von den Übergangsformen wurden solche, wie in Fig. G links, punktiert, während solche, wie Fig. G rechts, von den schwarz gezeichneten plasmaarmen nicht weiter abgetrennt wurden.

Vergleicht man nun die beiden Geschlechter miteinander, so erweist sich die Anordnung der plasmareichen und -armen Fasern als gleich. Jede Faserart nimmt eine Breitseite des Muskels ein. Auch die Anzahl der plasmareichen Fasern ist bei beiden Geschlechtern dieselbe. Dagegen überwiegen die plasmaarmen im männlichen Geschlecht bedeutend. Zahlenmäßig wurde das für gleichgroße Pärchen festgestellt (Fig. H a u. H b).

Protoplasmareiche Fasern:

$$\text{♂ } 525, \text{ ♀ } 553; \text{ ♂:♀} = 1:1,0.$$

Protoplasmaarmen Fasern:

$$\text{♂ } 925, \text{ ♀ } 399; \text{ ♂:♀} = 2,3:1$$

$$\text{♂ } 1450, \text{ ♀ } 952; \text{ ♂:♀} = 1,52:1.$$

Man beachte auch auf dieser Abbildung die stärkere Entwicklung des männlichen Muskels, worauf schon bei Fig. D hingewiesen wurde.

Eine andere Zählung des inneren Flossenmuskels ergab einen noch viel größeren Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern. Der männliche Muskel enthielt 3037, der weibliche nur 1359 Fasern; $\text{♂:♀} = 2,27:1$.

Die Fig. D bringt gleichzeitig auch die Umrissse der äußeren Flossenmuskeln. Das zerrissene Aussehen des Muskelquerschnittes erklärt sich, wie schon erwähnt, aus dem Verlauf seiner divergierenden Fasern. Trotzdem sieht man auf den ersten Blick, daß auch dieser Muskel im männlichen Geschlecht stärker entwickelt ist. Fig. Ja u. Jb zeigt dasselbe für ein anderes gleichgroßes Pärchen. Wie beim inneren Flossenmuskel, wurden auch hier die Fasern gezählt, und es ergab sich, daß das Weibchen das Männchen in den plasmaarmen um das Doppelte übertraf. (479 Fasern beim Weibchen, 197 beim Männchen; $\text{♂:♀} = 1:2,4$.) Dagegen waren die plasmareichen Fasern beim Männchen zahlreicher (2112 beim Männchen, 1278 beim Weibchen; $\text{♂:♀} = 1,6:1$).

Von den beiden Flossenmuskeln des Männchens ist also der

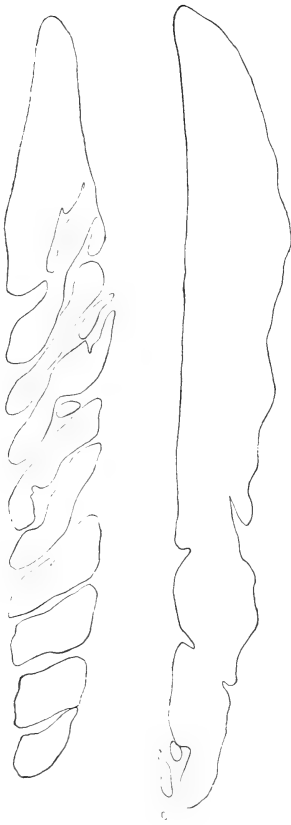


Fig. Ja.

Umriss des äußeren
Flossenmuskels eines
Männchens.



Fig. Jb. Umriss des äußeren
Flossenmuskels eines gleich-
großen Weibchens.



Fig. K. Zwei ineinander gezeichnete Querschnitte der Rückenmuskulatur. Der weibliche punktiert. Einige Schnitte caudal vom zweiten Rückenstachel.

innere der relativ stärkere, denn dort kommt auf eine weibliche Faser 1,52—2,27 männliche; beim äußeren dagegen auf eine weibliche Faser nur 1,31 männliche.

Von der Rumpfmuskulatur wurde der Rückenanteil zwischen dem zweiten Stachel und der Rückenflosse untersucht. Gleichlange Männchen und Weibchen zeigten auch hierin kein übereinstimmendes Verhalten; vielmehr war die Rückenmuskulatur des Männchens bedeutend stärker. In Fig. K habe ich versucht eine Vorstellung von dem Größenverhältnis zu geben. Dazu wurde ein weiblicher Querschnitt in einen männlichen hineingezeichnet und durch Punktierung hervorgehoben. Die Schnittebene liegt in beiden Fällen gleich hinter dem zweiten Rückenstachel.

Diese Vergrößerung der Rückenmuskulatur beim Stichlingsmännchen ist erstens in der Verdickung jeder einzelnen Faser, dann aber auch in der Vermehrung der Faserzahl zu suchen.

Bei Zählungen an 2 Pärchen verhielt sich an der genannten Körperstelle die Faseranzahl des Männchens zu der des Weibchens wie 1,39:1 und 1,42:1. Die absoluten Werte waren 1863:1307 und 1471:1058.

Das Zentralnervensystem.

Das Gehirn der Fische ist im letzten Jahrhundert in außerordentlich zahlreichen Untersuchungen behandelt worden; um so bedauerlicher ist es, daß nur eine verschwindend kleine Anzahl von Arbeiten bleibenden Wert behalten hat. Die morphologischen Beschreibungen kämpfen noch um die ungeklärte Homologisierung der einzelnen Teile, und dieses Schwanken in der Auffassung macht sich auch in den ersten histologischen Arbeiten sehr störend bemerkbar. STIEDA gibt 1861 für den Hecht die erste genaue mikroskopische Beschreibung, die auch deshalb noch zu erwähnen ist, weil die einzelnen Gehirnteile entsprechend unserer jetzigen Auffassung erkannt sind. Allein 1878 bringt FRITSCH in seiner großen Untersuchung über den feineren Bau des Fischgehirns wieder Verwirrung in die festgelegten Tatsachen und entfacht einen jahrelang dauernden Kampf um die Homologisierung der Teile des Fischgehirnes, bis endlich BURCKHARDT und RABL-RÜCKHARD die heutige Ansicht zur Geltung gebracht haben. Darum sind rein histologisch-anatomische Arbeiten im vorigen Jahrhundert spärlich. Von den älteren Untersuchern ist außer STIEDA und FRITSCH noch MAYSER zu nennen, dessen musterhaft genaue Arbeit ein Ausgangspunkt

auch für die weitere Fischgehirnforschung bleiben wird. In der neuesten Zeit haben GOLDSTEIN und FRANZ unsere Kenntnis vom Fischgehirn außerordentlich bereichert; besonders die Untersuchung des letzteren über das Mittel- und Zwischenhirn bringt auf viele Fragen und Zweifel die richtige Erklärung für jeden, der an der Hand der fast ausschließlich die Cyprinoiden behandelnden Literatur sich in das Studium einer anderen Fischgruppe einzuarbeiten versucht. Auch einzelne Untersuchungen über diesen oder jenen Gehirnteil sind vielfach in der neueren Zeit erschienen; der *Saccus vasculosus* z. B. ist ausführlich von 3 Untersuchern behandelt.

Bei all der Fülle von Arbeiten war ich erstaunt über das Stichlingsgehirn fast gar nichts in der Literatur zu finden. RUDOLPHI hat 1800 11 Stichlinge bei seiner Untersuchung über die Sehnervenkreuzung zergliedert und schreibt darüber: „Die sehr dicken Sehnerven kreuzen vollständig. Bei 6 Exemplaren ging der Sehnerv vom linken Hügel zum rechten Auge über den Nerven vom rechten Hügel. Bei 5 anderen Exemplaren war es umgekehrt.“ 1892 erfahren wir aus der Arbeit von DAVID, daß er von *Gasterosteus* — die Art wird nicht genannt — eine Transversalserie hergestellt und nach WEIGERT gefärbt hat. Dagegen gibt MALME im selben Jahre, in seiner ausführlichen makroskopisch-anatomischen Beschreibung der Knochenfischgehirne, sogar eine Abbildung des Stichlingsgehirns und die dazugehörigen Erläuterungen. Auch SCHAPER hat 1894 in seiner Kleinhirnuntersuchung den Stichling berücksichtigt und stellt fest, daß er im Hinterhirn einen *Canalis-cerebellaris* besitzt. Ferner berichtet PEDASCHENKO 1902 von einer eigentümlichen Segmentierung des embryonalen Mittelhirndaches bei *Zoarces* und findet dieselbe Erscheinung unter anderem auch beim Stichling wieder.

Schließlich sei noch die Angabe von DAMMERMAN erwähnt, daß der *Saccus vasculosus* von *G. spinachia* 3mal so groß ist wie der von *G. aculeatus*, während das ganze Gehirn des Seestichlings nur $1\frac{1}{2}$ mal so groß ist wie das vom gemeinen Stichling.

Die Untersuchung des Gehirns erfolgte fast ausschließlich auf Schnitten. Dazu wurde die Schädelhöhle seitlich aufgebrochen, die Nerven durchtrennt, das Gehirn vorsichtig herausgenommen und in die Fixierungsflüssigkeit getan. Diese richtete sich nach der Färbung. Für einfache Übersichtspräparate, Kernzählungen usw. wurden die Gehirne in Formol (10%), Sublimat-Eisessig, ZIMMERR'scher, HENNING'scher und FRITSCHÉ'scher Lösung fixiert und dann in der

gewöhnlichen Weise weiter behandelt. Alle diese Fixierungsmöglichkeiten erwiesen sich als brauchbar, Formol ist aber vielleicht allen vorzuziehen, weil das Gehirn darin am wenigsten schrumpft. Ein vorheriges Herauspräparieren ist unerlässlich, denn nach der Härtung lassen sich die einzelnen Knochen ohne Verletzung des Gehirns nicht abheben. Sie reißen meistens große Stücke der Gehirnoberfläche mit ab; auch muß zum endgültigen Herausheben das Gehirn in viel größerem Maße freigelegt werden, da es seine Biegsamkeit verloren hat und leicht entzwei bricht. Versuche, ganze Köpfe 24 Stunden lang mit Sublimat-Eisessig zu fixieren, lieferten histologisch sehr schlecht erhaltene Gehirne, wenn auch in diesem Fall ein nachträgliches Herauspräparieren keine Schwierigkeiten machte, da die Knochen alle entkalkt waren.

Die so behandelten Gehirne wurden im Schnitt mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

Zur Darstellung von Fasern wurde die Markscheidenfärbung nach WEIGERT, WEIGERT-PAL und die Versilberungsmethode nach RAMON Y CAJAL angewandt. Für erstere fixierte ich die Gehirne nicht unter einem Monat in MÜLLER'scher Flüssigkeit, härtete dann in Alkohol und schloß in Paraffin ein. Ein längeres Verweilen in der MÜLLER'schen Flüssigkeit schien dem Material nicht zu schaden, wenn man nur von Zeit zu Zeit die Flüssigkeit wechselte; wenigstens habe ich an Gehirnen, die länger als zwei Jahre in dem MÜLLER'schen Gemisch gelegen hatten, keine nachteiligen Veränderungen feststellen können. Nur vor zu schnellem Durchführen muß man sich hüten und den Alkohol womöglich von 10 zu 10% steigern. Auch soll die Temperatur des Ofens nicht über Bedarf hoch sein. Mit Erfolg habe ich auch ganze Stichlingsköpfe, deren Gehirn teilweise freigelegt oder deren Gehirnhöhle wenigstens geöffnet war, auf 3–4 Tage in MÜLLER'sche Flüssigkeit eingelegt und dann erst das Gehirn ganz herauspräpariert. Diese Methode hat sehr viel für sich. Erstens erleichtert sie die Präparation, da die Knochen weich werden, dann aber erhält man auf diese Weise das Gehirn in seiner normalen Gestalt. Auch wenn man viel Material einzulegen hat, ist es von Vorteil, daß man am 1. Tage einen Teil der Gehirne nicht ganz herauszupräparieren braucht.

Die Serienschnitte so chromierter Gehirne wurden auf 24 Stunden in eine gesättigte Kupferacetatlösung getan, dann in Wasser abgespült, in WEIGERT's Hämatoxylin (RAWITZ, Lehrbuch der mikroskopischen Technik, 1907, p. 201) gefärbt und in seiner Blutlaugen-

salzlösung (RAWITZ, p. 201) differenziert. Wenn nur die Nervenfasern schwarz sind, das übrige Nervengewebe seine violette Färbung verloren hat, wird in Wasser abgespült, entwässert und in Balsam eingeschlossen.

Das Hämatoxylin verbraucht sich ziemlich schnell, da das in den Schnitten vorhandene Kupferacetat das Hämatoxylin schließlich in einen dicken Kleister verwandelt.

Die PAL'sche Modifikation habe ich nur zu Beginn meiner Untersuchungen angewandt; sie arbeitet mit Sekunden, und darum zog ich die langsame aber sichere WEIGERT'sche Methode vor.

Zum Versilbern benutzte ich die vier Methoden von RAMON Y CAJAL, wie sie das RAWITZ'sche Lehrbuch auf p. 357—359 anführt. Die erste mißlang mir beim ersten Male ganz, und später habe ich sie nicht mehr versucht. Dagegen gaben die anderen 3 sehr gute Resultate. Das beste Ergebnis lieferte eine Versilberung von 3 Tagen. Auch auf diese Weise behandelte Gehirne wurden in Paraffin eingebettet.

Zerlegt wurde das Gehirn — auch bei den anderen Färbungen — in Quer-, Sagittal- und Frontalschnitte von 10 μ Dicke.

Das Stichlingsgehirn stellt grob morphologisch einen einfachen Typus des Teleosteergehirnes dar. Äußerlich gleicht es sehr dem Gehirn von *Zoarces*, *Cottus*, *Mugil*, *Salmo*, *Esox*. Die *Bulbi olfactorii* sind sitzend und schließen sich direkt an die laterale Unterseite des Vorderhirnes an. Letzteres zeigt den bei Knochenfischen gewöhnlichen Bau, die starke Entwicklung der basalen Teile und das ependymatöse Dach. Von dem ganzen Zwischenhirn ragt nur der Epiphysenschlauch mit seinem knopfförmigen Endstück zwischen Vorder- und Mittelhirn heraus. Die übrigen dorsalen Teile des Zwischenhirnes werden vom Vorder- und Mittelhirn bedeckt und bleiben von außen unsichtbar. Das Mittelhirn übertrifft alle anderen Teile an Größe, die seitliche Ausdehnung des ganzen Gehirnes erreicht hier sein Maximum. Nach hinten zu schließt sich daran das verhältnismäßig kleine Cerebellum, das sich als unansehnlicher Höcker nach oben erhebt. Es überragt das Mittelhirndach nur wenig, zeigt auch sonst keine Neigung sich durch Faltung zu vergrößern. Die Oblongata weist keine besonderen Differenzierungen auf, wie man sie bei Cyprinoiden zu finden gewohnt ist; ziemlich schnell, aber gleichmäßig sich verjüngend geht sie ohne scharfe Grenze in das Rückenmark über. Die basalen Teile des Gehirns

schließlich zeigen die für die Knochenfische charakteristische Hypertrophie des Zwischenhirns. Als große paarige Wülste werden die Lobi laterales sichtbar, zwischen sie klemmt sich rostral der Lobus medialis mit der an seiner unteren Vorderseite hängenden Hypophysis.

Zwischen den beiden Geschlechtern konnte makroskopisch kein Unterschied festgestellt werden. Ich begann daher Serien gleichgroßer Gehirne von Männchen und Weibchen miteinander zu vergleichen, wobei ich von bestimmten Punkten wie z. B. dem Austritt des N. VII dorsalis, dem intercerebralen Verlauf des N. IV, den Kernen des Tegmentums, der Commissura posterior und anterior usw. ausging und die Größe, Gestalt und den Bau der einzelnen Gehirnteile in beiden Geschlechtern untersuchte. Auch die Lage und Ausdehnung der Innenräume wurde in die Vergleichung mit hineingezogen, ohne daß es gelang, an irgendeiner Stelle eine geschlechtliche Differenzierung zu finden. Abgesehen von geringen Schwankungen stimmten die Männchen und die Weibchen im einzelnen überein. Auch das Fehlen irgendwelcher Faserzüge oder Kerne wurde weder für das Männchen noch für das Weibchen festgestellt. Von der Erwägung ausgehend, daß die verschiedene Lebensweise und Beanspruchung einzelner Körperteile besonders das Zentralnervensystem beeinflussen müsse, versuchte ich die Stärke der Faserzüge und die Größe der Nervenkerne durch Zählen ihrer Elemente festzustellen. Wer ähnliche Untersuchungen gemacht hat und sich mit der Technik solcher Messungen und Zählungen befaßt hat, kann beurteilen, mit was für Schwierigkeiten man dabei zu kämpfen hat. Vor allem kommt es darauf an, einen Faserzug direkt quer im Schnitt zu bekommen, was für viele ausgeschlossen ist, weil sie bogenförmig verlaufen. Feine Faserzüge mit ganz dünnen oder fehlenden Markhüllen lassen sich nur an Versilberungspräparaten studieren; die Querschnitte der Achsenzyylinder sind dann aber so außerordentlich klein und von anderen protoplasmatischen Ausläufern, Zellenden oder dergl. nur bei sehr großer Übung und nur mit den stärksten Vergrößerungen zu unterscheiden. WEIGERT's Markscheidenfärbung führt ferner nur bei mittlerem Faserkaliber zum Ziel. Die dicken Markhüllen der stärksten Fasern, wie wir sie z. B. im Fasciculus longitudinalis dorsalis antreffen, lassen sich sehr schwer zählen, da nach der Konservierung mit MÜLLER'scher Flüssigkeit die normalerweise fast röhrenförmigen Markscheiden blasige Ausstülpungen bekommen. Diese können auf dem Querschnitt Fasern vortäuschen. Schließlich lassen sich feine Faserzüge auf Silberpräparaten häufig

bei starker Vergrößerung vom umgebenden Nervenfilz nicht abgrenzen; viele Serien eignen sich daher nur für die Durchzählung einzelner Teile und müssen durch andere ergänzt werden. Zu beachten ist auch, daß man Faserzüge immer auf derselben Höhe vergleichen muß, denn die Anzahl der Nervenfasern braucht ja nicht im ganzen Tractus dieselbe zu bleiben. Dieser Umstand, der das Zählen sehr erschwert, kann manchmal wieder von Vorteil sein. So gelang es für den Tractus cerebello-tectalis (s. Fig. L) durch Zählung

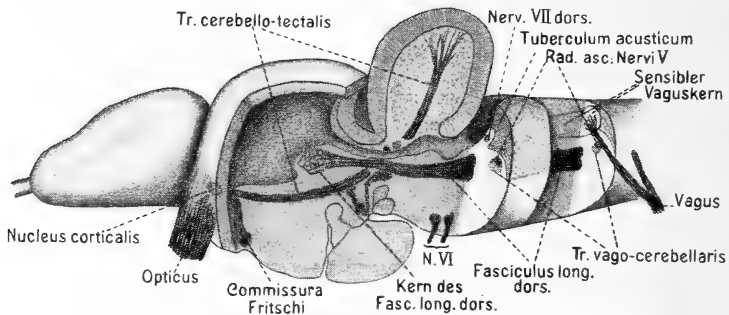


Fig. L. Gehirn eines Stichlings, teilweise aufgeschnitten.

auf verschiedenen Stellen die Richtung seines Verlaufes festzustellen. Da endlich eine Serie nur zu brauchen ist, wenn sie mit einer entsprechend großen des anderen Geschlechtes verglichen werden kann, so wird man verstehen, daß für die vorliegende Untersuchung allmählich 145 Serien hergestellt wurden. Und doch hat das Ergebnis die viele Mühe gelohnt. Es zeigte sich nämlich — um das Wichtigste gleich vorwegzunehmen — für die Zellen wie die Achsenzylinder der Faserzüge eine gewisse Zahlenkonstanz. Abgesehen von unvermeidlichen Untersuchungsfehlern setzte sich derselbe Kern oder derselbe Faserzug immer aus der gleichen Anzahl von Elementen zusammen, ob man nun große oder kleine Exemplare wählte.

In der Oblongata gelang es, die Fibrillenzahl für den sogenannten Nervus VII dorsalis (MAYSER) festzustellen. Dieses periphere Nervestämmchen hat seine Zellen im vorderen ventralen Teil des großen peripheren Ganglions, das an der unteren Seite des Mittelhirns liegt und das Ganglion geniculi, semilunare und die Lateralisganglien in sich schließt. Von hier zieht der Nerv caudalwärts und dringt dann dorsal vom Nervus octavus senkrecht zur Längsachse des Tieres in die Oblongata ein (vgl. Fig. M u. N). Er durchzieht den oberen Teil

des Tuberculum acusticum bis zur Mittellinie, biegt hier senkrecht nach hinten um und gelangt, an der Rautengrube caudalwärts ziehend, in den rostralen Teil des Vagusernes. Hier spaltet er auf. Die scharfe Umgrenzung des Nerven in seinem ganzen Verlauf erleichtert ein Durchzählen seiner Fasern ganz wesentlich. Für ein Pärchen betrug die Fibrillenanzahl kurz vor dem Eintritt ins Gehirn beim Männchen 1340, beim Weibchen 1321; nach der Umknickung nach hinten beim Männchen 1356, beim Weibchen 1322. Dies Ergebnis liefert gleichzeitig einen Beweis dafür, daß dieser Nerv auf seinem Wege zum Vagusern im Tuberculum acusticum keinen Faserverlust erleidet.

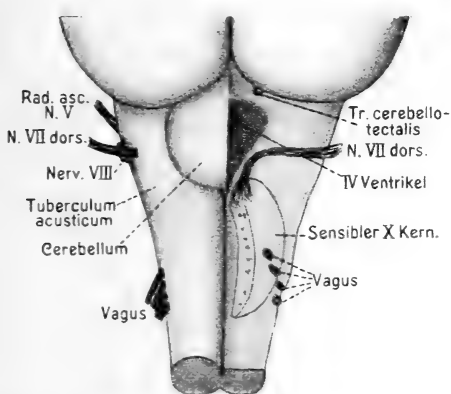


Fig. M. Oblongata des Stichlings; rechts ist ein Teil horizontal abgetragen.

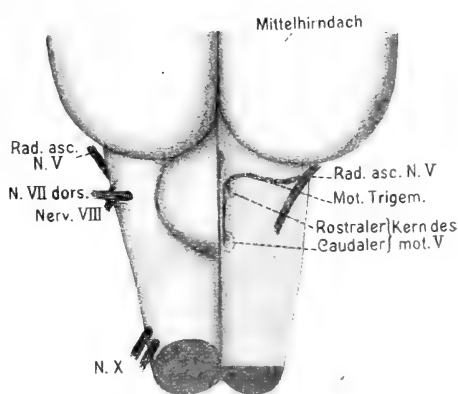


Fig. N. Oblongata des Stichlings; rechts ist noch mehr abgetragen als in Fig. M.

Ein anderer in der Oblongata und im vorderen Teil des Rückenmarkes von allen Untersuchern gesehener Faserzug, Radix ascendens Nervi V (vgl. Fig. L u. N), der den Hauptteil des Trigeminus ausmacht, ließ sich leider nie scharf vom Nervenfilz und der ventral von ihm liegenden mächtigen, aber feinfaserigen sekundären Vagus-Trigeminusbahn (Tractus vago-cerebellaris, Fig. L) abgrenzen. Von den beiden motorischen Trigeminuskernen (Fig. N), die, in der Oblongata direkt unter dem 4. Ventrikel gelegen, aus verhältnismäßig wenigen aber großen Zellen bestehen, konnte ich nur im caudalen die Zellenzahl genau feststellen. Die Zellen des rostralen gehen kontinuierlich in einen anderen Kern über, daher auch das Zahlergebnis zwischen 328 und 412 schwankt. Der caudale Trigeminuskern dagegen, von allen Seiten nur von Fasermassen umgeben,

zeigte für das Männchen 107 und 124, für das Weibchen 110 und 105 Zellen.

Eine erstaunliche Übereinstimmung ergab auch eine Zellanhäufung im Tuberculum acusticum über der rostralwärts ziehenden Radix ascendens Nervi V. Die Anzahl dieser großen, wahrscheinlich motorischen, Elemente in der sonst zellarmen Gegend betrug 103 Zellen im männlichen und 104 im weiblichen Geschlecht (s. Fig. L).

Die Oblongata, als Sitz der für die Lebensmöglichkeit unbedingt notwendigen Zentren, zeigt also für beide Geschlechter keine Verschiedenheiten. Nicht weiter überraschend ist es daher, daß auch die Abducenskerne eine weitgehende Übereinstimmung bei Zählungen zeigen. Der Nervus VI entspringt (s. Fig. L) bekanntlich an der Unterseite der Oblongata mit 2 dünnen Stämmchen, die in einer Sagittalebene hintereinander liegen. Die Zellen der beiden Kerne sind etwa kugelförmig angeordnet und nahe an der Oblongatabasis gelegen. Gegeneinander sind die beiden Kerne nicht scharf abgegrenzt, heben sich aber sonst von dem Nervenfilz sehr gut ab. Zählt man nun jeden dieser Kerne einzeln, so ergibt sich ein ziemlich schwankendes Verhalten; faßt man dagegen die Resultate jeder Seite zusammen, wozu man auch berechtigt ist, da die beiden peripheren Abducensstämmchen bald nach Verlassen des Gehirns miteinander verschmelzen, so stößt man auf eine erstaunliche Übereinstimmung bei allen Zählungen. Von 4 Männchen hatten drei 125 Zellen, eins 126; 4 Weibchen zeigten in je einem Fall 124 und 125, in 2 Fällen 126 Zellen.

Erwähnen will ich nur noch kurz den „Nucleus“ ventralis (Corpus glomerosum FRANZ). Dieses beim Stichling flaschenförmige Gebilde, durch das die Commissura Fritschii (s. Fig. L) hindurchzieht, kann nur als Assoziationsgebiet gedeutet werden. In der neuesten Zeit wird es als ein tertiäres Riechcentrum angesehen. Ich stimme mit FRANZ vollständig überein, wenn er die großen sich protoplasmatisch färbenden Bezirke, diese sogenannten „Glomeruli“, nicht als Zellen, sondern als Nervenfilz auffaßt. Meine Versilberungen können diese Behauptung vollauf bestätigen. Eine Zählung dieser „Glomeruli“ ergab: Männchen 1572 und 1533; Weibchen 1549 und 1554.

Je größer die zahlenmäßige Übereinstimmung in Kernen und Faserzügen ist, und je häufiger es gelingt, eine solche nachzuweisen, um so interessanter und wichtiger scheint es mir, daß es gelang,

3 Fälle von Verschiedenheiten zwischen den Männchen und Weibchen festzustellen.

Der erste bezieht sich auf den Kern des Fasciculus longitudinalis dorsalis (Fig. L). In der Mittelhirnbeuge gelegen, fällt dieser Kern durch riesige Zellen auf, die alle anderen in der Nähe befindlichen an Größe übertreffen. Wie die meisten großen motorischen Zellen sind sie von einem Kranz feiner markhaltiger Fäserchen umspinnen, was schon GOLDSTEIN erwähnt; dadurch sind sie auf WEIGERT-Präparaten noch deutlicher zu sehen. Die Zellen sind so groß, daß sie in einer 10μ -Serie oft durch 7 Schnitte zu verfolgen sind. Um Doppelzählungen auszuschließen, wurde die Lage dieser großen Zellen mit einem Netzmikrometer auf Quadratpapier Schnitt für Schnitt entworfen; auf den so gewonnenen Skizzen konnte dann jede Zelle in ihrer Ausdehnung genau festgestellt, und so schließlich die ganze Zellenzahl des Kernes gefunden werden. Bei 3 Männchen enthielt der Fasciculuskern 64, 66 und 67 dieser großen Zellen; die Weibchen wiesen nur 37, 40, 41 und 43 Zellen auf. Daß trotz dieser genauen Untersuchungsmethode keine vollständige Übereinstimmung in jedem Geschlecht erzielt wurde, erklärt sich daraus, daß zwischen den großen Zellen noch kleinere von etwa 10μ räumlicher Ausdehnung liegen. Als große wurden nur solche gerechnet, die auf wenigstens zwei Schnitten ganz deutlich zu sehen waren. Wenn nun eine von den kleinen Zellen ausnahmsweise eine längere Gestalt besitzt, so kann sie möglicherweise zu den großen gerechnet worden sein.

Weitere Zählungen für 2 Männchen aus dem Juni, die im Gegensatz zu ihren Geschlechtsgenossen kein Hochzeitskleid gehabt hatten, ergaben 41 und 44 große Zellen im Fasciculuskern. Das Ergebnis stimmte also mit dem der Weibchen überein. Um diese Tatsache zu erklären, kann man dreierlei anführen. Entweder verkümmern einige der großen Zellen beim Männchen nach der Brunst — und mit den Geschlechtsfunktionen stehen sie doch sicherlich in Beziehung — und bilden sich im nächsten Jahre aus indifferenten Zellen wieder neu; oder sie zeigen nur während der Brunst bei den Männchen eine so riesige Vergrößerung. Schließlich aber, und diese Erklärung erscheint mir am wahrscheinlichsten, haben wir es in diesen Fällen mit noch nicht brünstig gewordenen Jungfischen zu tun. Wenn man bedenkt, daß an meinen Fangstellen die Brunstzeit sich von Anfang Mai bis Anfang August hinzieht, und man in diesen 3 Monaten ganz junge Stichlinge findet, so ist leicht einzusehen, daß die Brut von Ende Juli bis zum nächsten Frühling nicht mehr ge-

schlechtsreif wird. Leider habe ich in der ersten Zeit meiner Arbeit das genaue Alter der Fische nicht festgestellt, sondern nur darauf geachtet, daß die zur Untersuchung gelangenden Tiere geschlechtsreif waren. Infolge dieser Verhältnisse im Gehirn hielt ich es erst für nötig, das Alter der Fische festzustellen. Aus der Literatur war mir nur die Notiz aus BREHM's Tierleben bekannt, wonach laut BLOCH die Stichlinge höchstens 3 Jahre alt werden. Ich untersuchte nun letzten Sommer, Mitte Juni, die Statolithen einer großen Anzahl von Stichlingen, und es ergab sich dabei folgendes: Männchen von 45—57 mm Länge standen im 2. oder 3. Jahre, ausgebrünstete Männchen von 57—60 mm im 2. oder am Anfang des 3. Jahres, Weibchen von 44—56 mm im 2. oder 3. Jahre. Ferner zeigte sich, daß die längsten Tiere gar nicht unbedingt die ältesten sind, dann, daß im Gegensatz zu den Meeresfischen das Wachstum auch im Winter nicht ganz aufhört, die Zuwachsstreifen an den Statolithen daher manchmal nicht sehr scharf und in derselben Jahreszeit nicht gleich weit fortgeschritten sind. Da ich aber sämtliche Gehörsteine verwandte, ließ sich durch Vergleich der 6 Stück das Alter eines Tieres doch immer mit großer Bestimmtheit feststellen. Danach könnte man also annehmen, daß die untersuchten Stichlinge einer Jahresgeneration angehören. Die Tiere, die im 3. Jahre stehen, haben vielleicht im April—Mai die Eier verlassen, die im 2. Lebensjahre sind dagegen vielleicht erst im Juli aus den Eiern geschlüpft. Ein nur einmaliges Brünstigwerden wäre möglich und würde auch zugleich erklären, warum in meinem kleinen Tümpel trotz Fehlens jeder Feinde keine Übervölkerung auftritt. Trotzdem dürfen wir ein 2maliges Geschlechtsreifwerden nicht ausschließen und können die besprochenen sexuellen Unterschiede des Fasciculuskernes — solange noch keine Beobachtungen über ein Verkümmern oder Sichneubilden der großen Zellen vorliegen — nur damit erklären, daß die untersuchten Tiere noch nicht geschlechtsreif waren.

Wenden wir uns jetzt dem 2. Falle zu, in dem die Männchen und die Weibchen nicht übereinstimmen. Es handelt sich um einen Teil der Commissura posterior, der in der Fig. P mit 1 bezeichnet ist. Er verhält sich bei den Messungen seiner Größe und bei Faserzählungen in den beiden Geschlechtern verschieden; diesmal ergab sich ein Mehr bei Weibchen. Je nach den Präparaten waren die Resultate verschieden; nach CAJAL-Schnitten zählte ich für ein Weibchen 1527, für ein Männchen 921 Fasern, auf WEIGERT-Schnitten dagegen beim Weibchen 949, beim Männchen 681.

Daß die Resultat je nach der Färbung verschieden ausfallen, kann man häufig beobachten und ist nicht weiter überraschend. Ein Zählungsergebnis kann daher erst als sicher gelten, wenn die

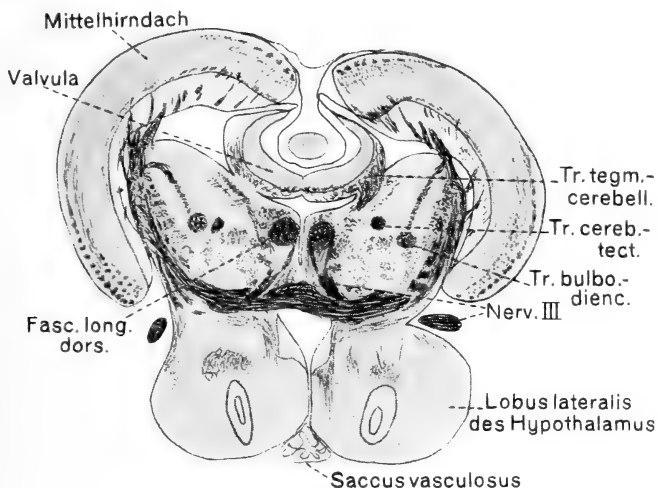


Fig. O. Schnitt durch das Stichlingsgehirn auf der Höhe des Oculomotoriuseintrittes.

verschiedenen Methoden dasselbe aussagen. So war z. B. der Tractus bulbo-diencephalicus, das sogenannte laterale Längsbündel (Fig. O), bei CAJAL-Färbung im weiblichen Geschlecht stets stärker; die WEIGERT-Färbungen dagegen ergaben das umgekehrte Verhältnis. Es konnte aber gezeigt werden, daß das ursprüngliche Übergewicht des Weibchens nur auf einer unscharfen Abgrenzung nach der einen Seite hin beruhte.

Eine scheinbare Differenz ergab sich auch bei der Commissura Fritschii (Fig. L), wo für das Männchen ungefähr 1500 Fasern gezählt wurden. Das Weibchen dagegen wies immer größere Zahlen auf: 1800—1900. Die genauere Nachprüfung dieser Erscheinung

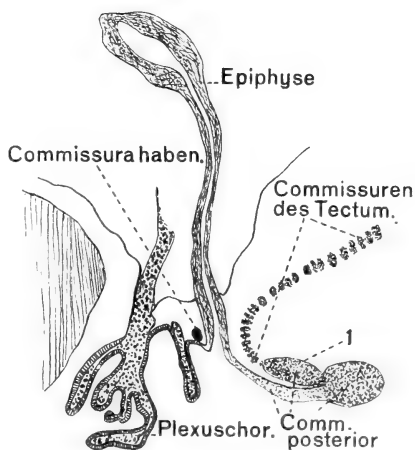


Fig. P. Medianschnitt durch das Dach des Zwischenhirns.

zeigte aber, daß sich beim Männchen ein markloses Bündelchen an die Commissur anlagerte, das in WEIGERT-Präparaten natürlich unbeachtet blieb. Beim Weibchen dagegen waren diese Fasern gewöhnlich markhaltig und wurden daher in die Zählung mit einbegriffen. Bei genauer Durchsicht der Präparate fanden sich denn auch Serien, wo sich dieses Bündelchen auch beim Männchen absetzte, und in diesem Falle stimmte die Faseranzahl der Commissur mit dem Weibchen überein.

Durch Heranziehung mehrerer Serien, verschiedener Färbungen und Schnittrichtungen ließen sich Widersprüche gut beseitigen; nur in einem Falle, beim Nucleus corticalis, — in Fig. L schimmert er durch das Mittelhirndach durch — der in beiden Geschlechtern ungefähr 1050—1190 Zellen zählt, enthielt eine weibliche Serie nur 672 auf der einen und 738 Zellen auf der anderen Seite. Was für Verhältnisse hier hinein spielen und wodurch diese geringe Zellanzahl bei einem Tiere hervorgerufen ist, können vielleicht weitere Untersuchungen zeigen.

Als 3. Fall von Verschiedenheiten zwischen den beiden Geschlechtern wäre der Tractus tegmento-cerebellaris zu nennen, der von dem Übergangsganglion nach der Valvula zieht und beim Weibchen stärker ist als beim Männchen. Verschiedene Zählungsversuche scheiterten daran, daß diese Nervenfasern nicht zu einem Tractus vereinigt sind; daher ist eine scharfe Abgrenzung nicht möglich. Ein Vergleich aller Präparate ließ aber die verschieden starke Entwicklung in beiden Geschlechtern als unzweifelhaft erscheinen. Fig. O stellt einen Querschnitt dar, der gerade durch die Verwachsungsstelle der Valvula mit dem Mittelhirne geht. Hier sehen wir auf der rechten Seite die Fasern dieses Zuges zwischen der Granularis der Valvula und dem Mittelhirn verlaufen. Gleich unter der Verwachsungsstelle liegt auch der Endkern dieses Faserzuges, das sogenannte Übergangsganglion. Seine Zellen sind klein und rundlich und eignen sich nicht besonders zur Zählung. Ein einmaliger Versuch ergab für das Weibchen 15486, für das Männchen 11434 Zellen. Faserzug wie zugehöriger Kern sprechen also für einen Unterschied in den beiden Geschlechtern.

Nach Abschluß der Zählungen an gleichgroßen Gehirnen vom Männchen und Weibchen, habe ich die Gehirne von 4 gleichlangen Stichlingspärchen verglichen. Die Behandlung, Fixierung und Härtung war in beiden Geschlechtern dieselbe. Alle Gehirne wurden in Querschnittserien zerlegt und an den Schnitten die verhältnismäßige Größe der einzelnen Gehirnteile gemessen. Es ergab

sich, daß die männlichen Gehirne in allen Abschnitten größer waren als die der entsprechenden Weibchen. An einer bestimmten Stelle verhielten sich die Oblongataquerschnitte des Männchens zu denen des Weibchens wie $1,077:1$ — $1,723:1$. Der Fasciculus longitudinalis dorsalis verhielt sich in seiner dorsoventralen Ausdehnung — Männchen zu Weibchen — wie $1,27$ — $1,43:1$. Bei der Tectumdicke schwankten die Verhältnisse zwischen $1,071:1$ und $1,3:1$. Auch das Vorderhirn machte keine Ausnahme; an der Commissura anterior gemessen verhielten sich die Querschnittsflächen vom Männchen zu denen des Weibchens wie $1,182:1$ und $1,40:1$.

Blicken wir nochmals auf die Verschiedenheiten zwischen den beiden Geschlechtern (abgesehen von der etwas stärkeren Entwicklung des männlichen Gehirnes) zurück, so ergibt sich, daß sie beim Stichling im Zwischen- und Mittelhirn und teilweise im Cerebellum liegen. Auch STEINACH, bei dem ich die einzige Notiz über eine Lokalisation der Geschlechtscentren finde, verlegt diese beim Frosch in das Mittel- und Hinterhirn. Sein Schüler LANGHANS stellte nämlich fest, daß die Hauptcentren für den Umklammerungsreflex des Frosches im distalen Teil des Mittel- und Kleinhirnes liegen. Einige sekundäre zerstreute Centren liegen auch in der Medulla oblongata. Versuche von STEINACH selbst haben dann ergeben, daß diese Zentren jede Brunstäußerung (z. B. den Umklammerungsreflex) außerhalb der Brunstzeit unterdrücken. Durch Ausschaltung dieser Hemmungscentren dagegen, entweder durch einen operativen Eingriff oder durch chemische Stoffe, kann das Zustandekommen der Brunst wieder hervorgerufen werden. Geköpfte Froschmännchen z. B. können durch Reizung der Daumenschwielen jederzeit zur Umklammerung gebracht werden, was sonst außerhalb der Brunst nicht möglich ist. Ferner hat STEINACH gezeigt, daß die von den Hoden ausgeschiedenen Hormone auf bestimmte Centren in den schon genannten Gehirnteilen elektiv einwirken und sich hier ansammeln. Es gelang STEINACH bei Kastraten durch Injektion von Mittel- und Kleinhirn brünstiger Froschmännchen den Umklammerungsreflex hervorzurufen, während gleiche Hirnteile von Kastraten und Weibchen im Kontrollversuch keine Erotisierung zur Folge hatten. Vor Beginn meiner Arbeit hoffte ich durch genauen mikroskopischen Vergleich der beiden Gehirne, die Centren für die sexuellen Triebe und den Brutinstinkt beim Stichling zu finden. Ich nahm an, daß diese Geschlechtscentren beim Männchen und Weibchen verschieden sind. Denn sonst müßten ja die gleichen Centren durch die verschiedenen chemischen Stoffe

der Geschlechter gereizt, verschiedene Antworten geben. Das widerspricht aber allen unseren Erfahrungen, die dahin lauten, daß ein Nervencentrum auf verschiedene Weise, sei es thermisch, mechanisch oder elektrisch gereizt immer auf dieselbe Art den Reiz beantwortet.

Zu dieser Frage der Verschiedenheit der sexuellen Centren konnte nun meine Arbeit tatsächlich einen Beitrag liefern. Die Unterschiede, die ich festgestellt habe, sind aber nicht gleichwertig. Die verschieden starke Entwicklung des Fasciculuskernes steht höchst wahrscheinlich mit den sexuellen Funktionen des Tieres nicht direkt in Beziehung. Es handelt sich dabei um einen Hauptkern und eine Verbindung des Fischgehirnes, die durch die anderen somatischen sekundären Geschlechtsmerkmale beeinflußt werden. Der Fasciculuskern ist, soviel wir wissen, rein motorisch und vielleicht sein Zellreichtum beim Männchen durch dessen stärkere Rumpfmuskulatur bedingt.

Das Übergangsganglion dagegen könnte man seiner Lage und seinen Verbindungen nach vielleicht mit den Brutinstinkten usw. in Beziehung bringen: seine kleinen Zellen sprechen für eine Associationsfunktion und die zahlreichen, wenn auch feinen Verbindungen verknüpfen es direkt oder indirekt mit den wichtigsten Teilen des Centralnervensystems.

Auch der für die beiden Geschlechter verschieden starke Anteil der Commissura posterior ist seinem Faserverlauf nach eine Associationsverbindung. Auch er könnte im Dienste der geschlechtlichen Verrichtungen des Stichtlings stehen.

Als unerwartete Zugabe zu diesen Ergebnissen kam die interessante Entdeckung von konstanten Zahlen für die Gehirnelemente, deren mehr oder weniger genaue Übereinstimmung von den Zählungsschwierigkeiten abhängt. Solche Zahlenkonstanzen sind ja schon längst für die Nematoden, für den Schwanz der Appendicularien usw. gefunden. R. HESSE hat einmal den Gedanken geäußert, daß solche Konstanzen nur bei Tieren vorzukommen scheinen, die sonst wenig Neigung zum Variieren zeigen und für Regenerationsversuche nicht zugänglich sind. Ein Regenwurm z. B., dessen Segmentzahl stark schwankt, regeneriert leicht, *Hirudo* mit einer feststehenden Gliederzahl fast gar nicht. Ähnliche Zusammenhänge scheinen nach dieser Untersuchung vielleicht auch in den einzelnen Organen zu bestehen. Bekannt ist die Regenerationsträgheit des Centralnervensystems der Wirbeltiere und nun ergibt sich gerade für dieses auch eine Zahlenkonstanz seiner Elemente.

Zur Untersuchung des Rückenmarkes wurden ganze Stichlinge in MÜLLER'scher Flüssigkeit fixiert, in Celloidin-Paraffin eingebettet und in Querschnittsserien zerlegt. Diese umfaßten den Rumpfteil vom 2. Rückenstachel bis zur Rückenflosse. Gefärbt wurde nach WEIGERT.

Das Rückenmark zeigt in seinen Flächenmaßen auf Schnitten ebenfalls ganz beträchtliche Unterschiede in den Geschlechtern.

Am stärksten ist es in den cranialen Teilen, gibt hier dicke Nervenstämmchen an die Flossenmuskulatur ab und verdünnt sich dann allmählich und gleichmäßig caudalwärts. Die Verteilung von grauer und weißer Substanz ist bekanntlich bei den Fischen nicht so charakteristisch wie bei den höheren Wirbeltieren. Meistens ist der Centralkanal auf 3 Seiten von grauer Substanz umgeben. Letztere erstreckt sich links und rechts von der Fissura bis zur dorsalen Oberfläche des Rückenmarkes. Dadurch werden die leitenden Bahnen auf der dorsalen Rückenmarkshälfte von der Mittellinie abgedrängt. Verschieden stark entwickelt, je nach der Körperregion, ist eine laterale Säule von Nervenfilz, die ihre Lage in der Mitte jeder Rückenmarkshälfte hat und dadurch die ganzen leitenden Bahnen in einen dorsalen, lateralen und ventralen Teil scheidet.

Die Vergleichen der Faserung führte zu keinem Ergebnis. Es scheint vielmehr, als ob die Anordnung der in der grauen Substanz entlang ziehenden Leitungsbahnen nicht immer die gleiche ist. Besonders die Abtrennung einzelner Fasern und ganzer Stränge von der großen Masse ist bei den einzelnen Tieren sehr wechselnd. Die Dicke des Rückenmarkes — bei gleichgroßen und auf dieselbe Weise behandelten Stichlingen — ließ sich dagegen leicht zur Vergleichen der beiden Geschlechter heranziehen. Da die Messungen aber nur an totem Material gemacht wurden, so sehe ich von der Angabe absoluter Werte ab und begnüge mich mit relativen. Vergleichen werden durften natürlich nur Schnitte derselben Körperregion. Zuerst richtete ich mich dabei nach den äußeren Skeletteilen, wie Rückenstacheln, -platten usw. Doch zeigte sich bald, daß diese in ihrem Verhalten gegeneinander nicht festlagen und auch sonst in ihrer Form schwankend waren. Manchmal fehlte eine Rückenplatte ohne sichtbaren Grund. Dagegen erwiesen sich die Wirbel bei gleichgroßen Tieren von erstaunlich gleicher Größe. Diese Genauigkeit der Übereinstimmung ließ sich durch die ganzen Serien verfolgen. Ein Blick auf die Figg. Q—S zeigt schon, daß das jedesmal links gezeichnete männliche Rückenmark stärker entwickelt



Fig. Q. Rückenmarksquerschnitte, gleich caudal vom 2. Rückenstachel.



Fig. R. Rückenmarksquerschnitte, 2 Wirbel caudaler als Fig. Q.

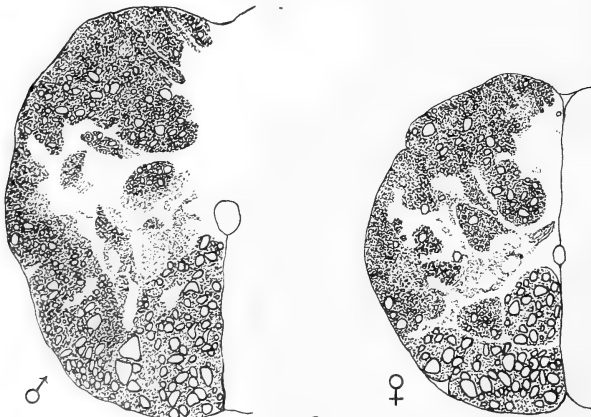


Fig. S. Rückenmarksquerschnitte, $2\frac{1}{2}$ Wirbel caudaler als Fig. R.

ist als das daneben stehende weibliche. Gemessen wurde an 3 Körperstellen. Am Ende des 2. Rückenstachels verhielt sich die männliche Schnittfläche zur weiblichen (Fig. Q) wie 1,25—1,62:1; dann 2 Wirbel caudalwärts, was etwa dem hinteren Ende des 2. Stachelschildes entsprach (Fig. R), haben wir das Verhältnis $\sigma:\varphi = 1,56—1,71:1$. Schließlich (Fig. S), $2\frac{1}{2}$ Wirbel weiter schwanzwärts, an der Stelle der größten Ausdehnung der männlichen Niere, betrug das Verhältnis 1,4—1,63:1.

Diese nicht unbeträchtliche Vergrößerung des männlichen Rückenmarkes geht Hand in Hand mit der Vergrößerung der schon besprochenen männlichen Muskulatur und wird wohl in erster Linie durch diese bedingt.

Das Excretionssystem.

Zur Untersuchung wurde das ganze Excretionssystem mit seinem Ausführungsapparat herauspräpariert, in Sublimat-Eisessig fixiert und in Schnitte zerlegt. Diese wurden mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

Die Kopfniere des Stichlings liegt in der Verlängerung der Urniere nach vorn zu beiden Seiten der Wirbelsäule. Beide Nierenorgane stehen in keinem direkten Zusammenhang, nur die Blutgefäße, die zum Herzen ziehen, stellen eine Verbindung her. Die Bezeichnung Kopfniere hat nur ontogenetischen Wert, da das Organ im erwachsenen Zustande bei *Gasterosteus aculeatus* mit der Excretion nichts zu tun hat. Der Urnierengang erreicht die Kopfniere auch nie; er geht nicht über den cranialen Teil der Urniere hinaus. In dieser Hinsicht kann ich mich GROGLIK vollkommen anschließen; auch meine Präparate zeigen in der Kopfniere keine Spur von Nierenkanälchen mehr. Beim erwachsenen Stichling hat die Kopfniere lymphatischen Charakter angenommen.

Unter der Wirbelsäule liegend, aber in der Mittellinie nicht verwachsend, wie die Urniere, zieht sie, rechts stärker ausgebildet und hier auch von der Vena cava posterior durchströmt, nach vorn bis unter die Vagusganglien. Ihre Gestalt ist unregelmäßig und paßt sich den anderen benachbarten Organen an. Dabei kommt es vor, daß Nerven von ihr umwachsen werden oder doch wenigstens tief in das Organ einschneiden. Seine rostralen Teile vereinigen sich in der Medianlinie und stellen so eine Brücke zwischen den beiderseitigen Kopfnieren dar.

Das mikroskopische Bild wird fast ganz von kreuz und quer

ziehenden verschieden starken Blutgefäßen beherrscht. Zwischen diesen liegen dann zusammengeballt lymphatische Zellen mit großen, blasenförmigen, chromatinarmen, die Mitte der Zelle einnehmenden Kernen und unregelmäßig gestaltetem Zelleib.

In zwei Punkten wurden zwischen den Männchen und Weibchen Verschiedenheiten festgestellt:

1. An der Wand der Vena cava posterior und der großen Blutgefäße finden wir nach außen von der Externa große blasenförmige Zellen, die sich gegen Hämatoxylin verschieden verhalten. Einige davon nehmen die Farbe gar nicht auf. Ihr Protoplasma bleibt hell, auch der Kern erscheint normal, wenn auch ziemlich chromatinarm. Zwischen diesen liegen wieder andere, die zu großen lappenförmigen Haufen vereinigt sind und sich durch die Färbbarkeit mit baso- und acidophilen Farbstoffen auszeichnen. Ihr Plasma ist körnig, ihr Kern sieht eingebault, eckig, mit einem Wort degeneriert aus. In beiden Fällen handelt es sich um die verschiedenen Secretionsstadien der gleichen Drüsenzellen. Ausführungsgänge wurden nicht beobachtet, sind auch entbehrlich, da Blutgefäße diese Drüsenzellen von allen Seiten reichlich umspülen.

Als ich die beiden Geschlechter auf diese Zellen hin verglich, zeigte es sich, daß sie im männlichen Geschlecht bedeutend häufiger waren als im weiblichen.

2. Eine andere Zellart verhielt sich entgegengesetzt. Es handelt sich hier um kugel- und strangförmige Zellhaufen, deren Protoplasma im Gegensatz zu den eben besprochenen Drüsenzellen einen grün grauen Ton hat. Auch Körner und Schollen pigmentartigen Aussehens werden darin nicht selten angetroffen. Die Kerne sind immer chromatinreich, das Plasma nimmt keine Farbstoffe auf.

Auf Querschnitten durch die Kopfniere findet man beim Männchen einzelne dieser Zellhaufen im cranialen Teil, während sie beim Weibchen überall und zahlreich anzutreffen sind.

Doch scheinen bei einzelnen Tieren Schwankungen vorzukommen, habe ich doch ein gleichzeitig abgetötetes, gleichgroßes Pärchen, das diese Gebilde im männlichen Geschlecht gar nicht, im weiblichen nur spärlich zeigt.

Die Urniere des Stichlings liegt, wie bei allen Teleosteen, direkt unter der Wirbelsäule (Fig. T u. U) und hat beim Männchen ungefähr dieselbe Länge wie beim Weibchen. In beiden Geschlechtern ist die linke und rechte Niere in der Medianlinie verwachsen, beim

Weibchen deutet noch eine tiefe Furche an der Ventralseite die Verwachsungsstelle an. In dieser verläuft auch die hintere Kardinalvene (s. Fig. X). Dieselben Verhältnisse zeigt auch die männliche Niere außerhalb der Brunstperiode. Untersucht man dagegen brünstige Männchen, so ist bei diesen in dem hinteren Teil der

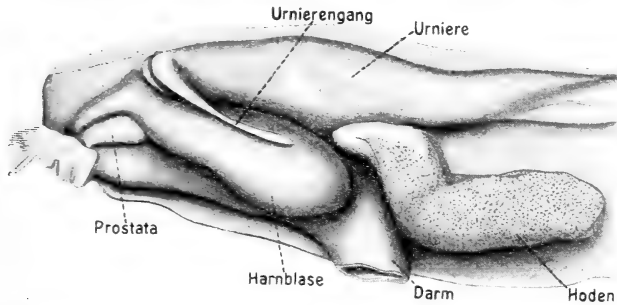


Fig. T. Hinterer Teil der Leibeshöhle eines männlichen Stichlings. Die rechte Leibeshöhle ist abgeschnitten.

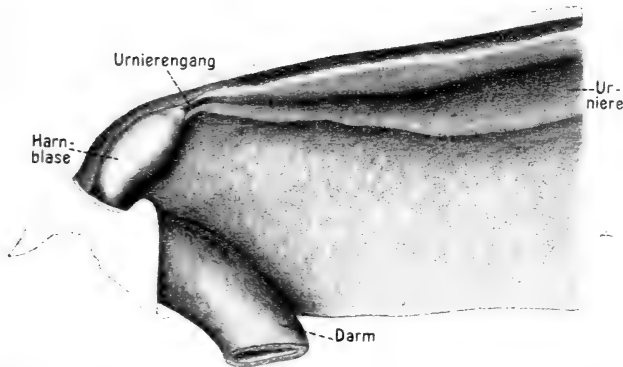


Fig. U. Hinterer Teil der Leibeshöhle eines weiblichen Stichlings. Die rechte Leibeshöhle abgeschnitten, die Ovarien entfernt.

Niere keine Furche mehr wahrzunehmen. Das ganze Nierengewebe scheint aufgetrieben und wölbt sich ventralwärts bis zum Darm vor (Fig. T). Nach vorn zu wird das Organ wieder flacher und in seinen kranialsten Teilen dem weiblichen ähnlicher. Schon die Öffnung der Leibeshöhle zeigt den großen Unterschied zwischen der männlichen und weiblichen Niere. Noch deutlicher wird dieses Verhältnis auf Schnitten. In Fig. W u. X habe ich aus den Serien eines gleichgroßen Pärchens die Schnitte ausgewählt, die durch die größte dorsoventrale Ausdehnung der Niere gehen. Der Unterschied

ist dermaßen überraschend, daß man zwei verschiedene Vergrößerungen vermutet. Denn nicht nur der ganze Nierendurchmesser hat beim Männchen zugenommen, nein, auch die einzelnen Elemente, die Nierenkanälchen, sind in diesem Geschlechte bedeutend größer geworden. Bei genauerem Studium ergibt sich auch tatsächlich, daß die Vergrößerung der männlichen Niere sowohl auf der Vermehrung wie Vergrößerung ihrer Elemente beruht. Wägungen der frischen herauspräparierten Niere ergaben folgende Resultate: beim Männchen 103 mg ($= 4,6\%$ vom Körpergewicht), 90 mg ($4,8\%$ v.K.), 73 mg (3% v. K.), bei einem noch nicht brünstigen Männchen 45 mg ($2,46\%$ v. K.); die weibliche Niere war bedeutend leichter: 11 mg ($= 0,59\%$ v. K.), 12 mg ($0,38\%$ v. K.), 13 mg ($0,64\%$), 13 mg ($0,68\%$), 15 mg ($0,74\%$). Und dazu stammen die Wägungen aus dem Anfang März, wo die Brunstfärbung des Männchens gerade anfängt aufzutreten. Möglicherweise ist die männliche Niere in der Hochbrunst noch etwas schwerer.

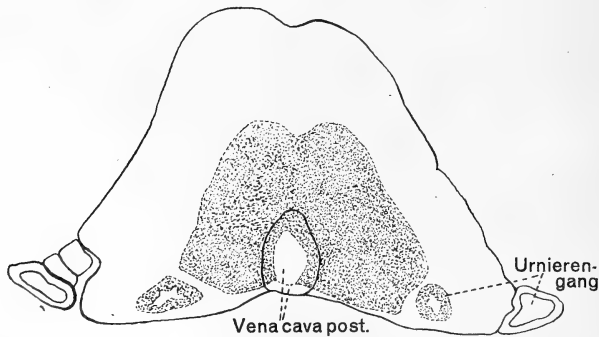


Fig. V. Ein männlicher Nierenquerschnitt (im Umriß) und ein weiblicher (punktiert), beide aus dem Herbst auf der Stelle der größten Dicke des Organs.

Gehen wir bei der Betrachtung der Volumenvergrößerung der Niere von Exemplaren aus dem Herbst aus, so zeigt sich, daß auch in der brunstlosen Zeit die männliche Niere größer ist als die weibliche. Fig. V veranschaulicht das an 2 Schnitten, von denen der weibliche in den männlichen hineingezeichnet wurde und durch Punktierung hervorgehoben ist. Zu dieser Zeit zeigen die Nierenkanälchen des Männchens und des Weibchens denselben Durchmesser (Fig. Y). Die Größe der männlichen Niere muß also auf einer größeren Anzahl von Nierenkanälchen beruhen.

Für den Seestichling, *Gasterosteus spinachia*, fand MÖBIUS — und

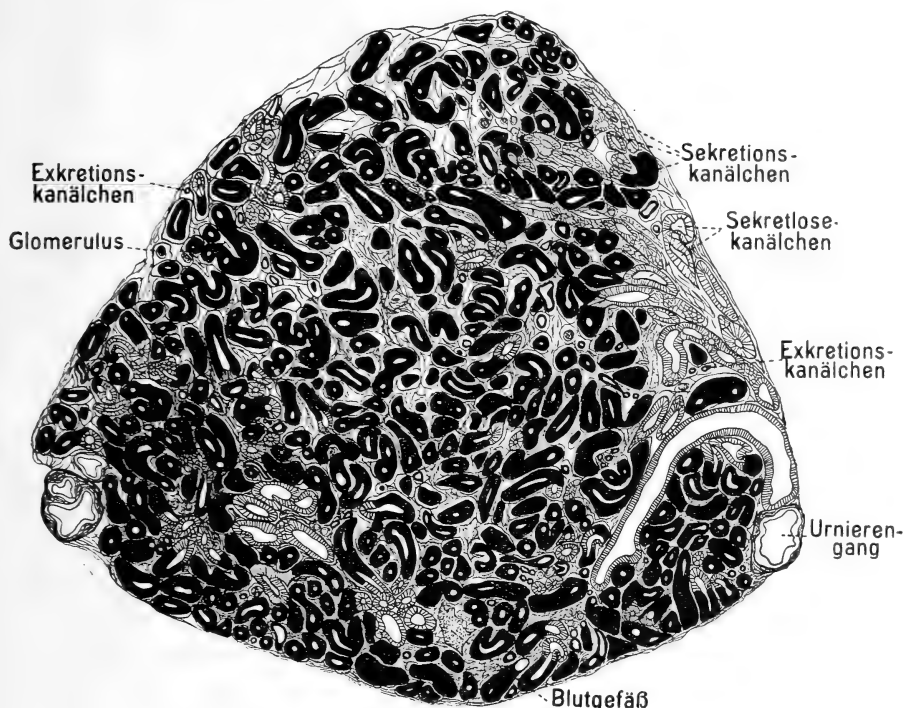


Fig. W. Querschnitt durch die männliche Niere zur Brunstzeit an der Stelle der größten dorsoventralen Ausdehnung.



Fig. X. Querschnitt durch die weibliche Niere zur Brunstzeit an der Stelle der größten dorsoventralen Ausdehnung. Vergrößerung gleich stark wie in Fig. W.

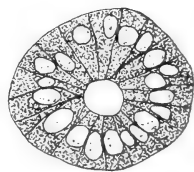
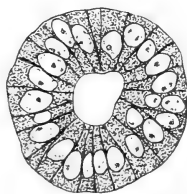


Fig. Y. Zwei Querschnitte von Nierenkanälchen aus dem Herbst; links Männchen, rechts Weibchen bei gleicher Vergrößerung.

nur auf diese Art bezog sich seine Untersuchung —, daß dieser Fisch zur Brunstperiode Schleimfäden in der Niere absondert, und damit Blätter, Zweige, Algen usw. zu einem Neste zusammenspinn. Auch von *G. aculeatus* ist letztere Tatsache bekannt, auch

hier wird ein Schleimfaden in der männlichen Niere ausgeschieden. Diese secretorische Fähigkeit des Organs, die zu der weiter fort-dauernden Excretionstätigkeit hinzukommt, bewirkt in der Brunstperiode beim männlichen Stichling die enorme Vergrößerung der ganzen Niere. Auf die Gegenüberstellung der Figg. W u. X wurde schon hingewiesen. Auch Fig. Z soll dasselbe an einem einzelnen Nierenkanälchen zeigen. Der rechte Querschnitt stammt von einem Weibchen und gleicht auffallend den Schnitten wie wir sie von Herbst-exemplaren her kennen (Fig. Y). Die männlichen Nierenkanälchen dagegen schwellen so stark an, daß ihr Flächeninhalt auf dem Schnitt den weiblichen ungefähr um das 10—14fache übertrifft. Und doch ist die Zellenzahl nicht vermehrt; jede einzelne sezernierende Kanälchenzelle ist dafür aber 3—4mal so hoch geworden. Auch die Kerngröße verhält sich zu der des Herbstes wie 3:2.

MÖBIUS gibt für *G. spinachia* an, daß die Secretionszellen dreimal so lang wie breit sind. Bei *G. aculeatus* finde ich die Breite der Zellen 3,5—5mal kleiner als ihre Höhe.

Nach MÖBIUS vollzieht sich nun der Secretionsvorgang folgendermaßen: die Kerne werden ganz flach, fast strichförmig und rücken an die Basis der Zellen. In letzteren entsteht ein durch Hämatoxylin nicht färbbares Mucigen, dieses geht über in mit Hämatoxylin sich bläuenden Schleim. Letzterer wird schließlich hyalin und schwärzt sich mit Osmiumsäure. Nach der Entleerung dieses Schleims verschwinden die Kerne, die Zellen werden schwächtiger.

Mit diesen kurzen Angaben kann ich meine Ergebnisse schlecht in Einklang bringen. Bei *G. aculeatus* spielt sich der Secretionsvorgang dermaßen ab, daß die schleimsecernierenden Zellen zuerst ein körniges sich mit Hämatoxylin und Eosin stark färbendes Secret liefern, das die Mitte der Zellen erfüllt. Das Protoplasma liegt nur der Wand an und erleichtert dadurch die Abgrenzung der einzelnen Zellen. Auf diesem Stadium zeigen die Kerne keine Degenerationserscheinungen, sind im Gegenteil sehr groß und prall gefüllt (Fig. Z links). Dann wird die Secretmasse ausgestoßen, dabei platzt wohl auch der Kern und seine Reste werden teilweise mit dem Secret ins Lumen entleert. Nun haben wir auf einmal ganz farblos bleibende Zellen, wie sie auch schematisch auf Fig. W zu sehen sind. Sollen diese etwa den mucigenführenden Zellen von MÖBIUS entsprechen? Oder den Stadien mit hyalinem Schleim? Solche zeichnet MÖBIUS aber mit schönen runden Kernen. Außerdem beschreibt MÖBIUS noch ein weiteres Stadium der Drüsenzellen mit rundem Kern. Dieses

vermisse ich, kann es aber nicht mit meinen Secretionsstadien identifizieren, da MÖBIUS Nierenkanälchen in dem fraglichen Secretionszustande immer mit einem Schleimfaden zeichnet.

Einige Zeit nach der Entleerung erholen sich die Schleimzellen wieder. Es wird ein Zellkern sichtbar, worauf das Plasma wieder Farbe aufnimmt. Vielleicht hat MÖBIUS solche Regenerationsstadien für Secretionszustände gehalten.

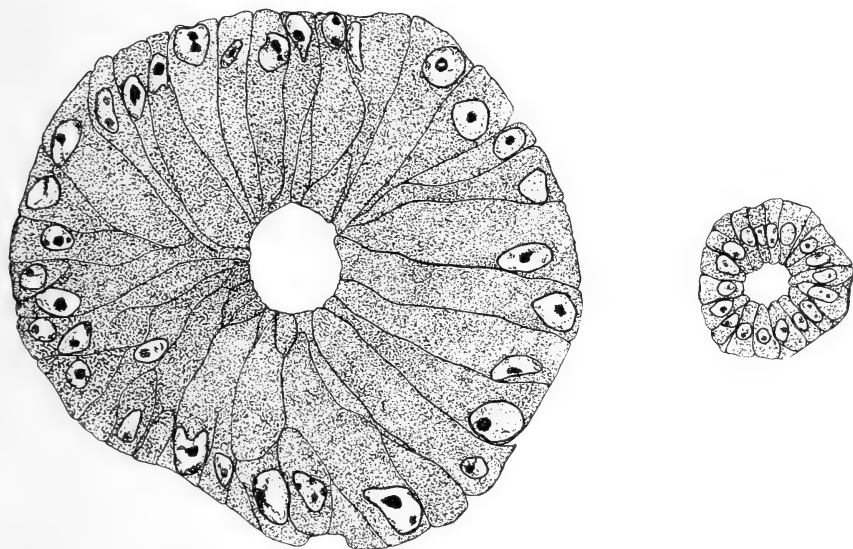


Fig. Z. Zwei Querschnitte von Nierenkanälchen aus der Brunstzeit; links Männchen, rechts Weibchen bei gleicher Vergrößerung.

Die Secretionswelle läuft in jedem Kanälchen vom Urnieren-gange weg. Wenn an der Einmündung in letzteren die Nierenkanälchen secretleere Zellen enthalten, so sind die dem Glomerulus am nächsten liegenden Teile desselben Kanälchens noch in voller Secretion.

Auch GILL schildert die Nierenverhältnisse vom Stichling. Was für eine Art er untersucht hat, wird in der Arbeit nicht gesagt. Aus den Längenmaßen aber kann man schließen, daß es sich nicht um *G. aculeatus* handelt. Denn dieser wird 8, höchstens 9 cm lang, GILL gibt für seine Tiere 13 cm an. Die kurze Schilderung der Niere stimmt sonst mit den MÖBIUS'schen Angaben überein.

Während die weibliche Niere das ganze Jahr hindurch nur Excretionsorgan ist, tritt diese Funktion in der Niere des brünstigen

Männchens ganz in den Hintergrund. Jedes Kanälchen behält nur in seinem immer blind geschlossenen Anfangsteile — Nephrostome schließen sich aus ontogenetischen Gründen aus —, sein gewöhnliches Aussehen bei und hier tritt es auch mit dem Glomerulus in Verbindung. Jedes einzelne Kanälchen ist also in seinen distalen Teilen excretorisch, in seinen proximalen secretorisch tätig.

Die Urnierengänge ziehen an jedem latero-ventralen Rande der Urniere nach hinten; in unregelmäßigen Abständen münden an ihrer Dorsalseite die Harnsammelkanälchen ein. Vom hinteren Ende der Urniere ziehen die Urnierengänge im weiblichen Geschlecht an der dorsalen Wand der Leibeshöhle entlang und münden schließlich in den vorderen Teil der Harnblase (s. Fig. U). Letztere ist beim Männchen stark vergrößert und dehnt sich ventral von den Nieren nach vorn aus. Die Einmündungsstelle der Urnierengänge dagegen ist auch hier ziemlich an der cranialen Spitze der Harnblase geblieben. Infolgedessen biegen die Urnierengänge (s. Fig. T) beim Verlassen der Niere nach vorn um und verlaufen auf der Dorsalseite der Blase cranialwärts bis sie in den vorderen Teil der letzteren einmünden. Die Vergrößerung der Harnblase und das Vorrücken der Einmündungsstelle hat zur Folge, daß der männliche freie Urnierengang etwa 5—8mal so lang ist wie der weibliche. Auch in seinem Volumen übertrifft er den weiblichen. Wie die Blase aber unsymmetrisch auf der rechten Seite der Leibeshöhle liegt, so ist auch der rechte Urnierengang stärker entwickelt als der linke. Der Umfang des männlichen Urnierenganges verhält sich zu dem des Weibchens — an seiner Einmündungsstelle in die Harnblase, direkt unterm Epithel gemessen — auf der rechten Seite wie 1,78—2,0:1, links wie 1,48—1,5:1.

Solange der Urnierengang noch zur Niere gehört, zeigt auch sein Cylinderepithel beim Männchen eine stärkere Entwicklung als beim Weibchen. Die Zellen sind durchweg höher und außerdem von drüsiger Beschaffenheit. Nebeneinander trifft man hier sezernierende ruhende und secretleere Zellen. Das mikroskopische Bild ist hierin also wesentlich verschieden von dem der Nierenkanälchen; dort vollzog sich die Secretion immer schubweise, indem die Zellen eines ganzen Abschnittes immer auf demselben Secretionsstadium sich befanden, hier dagegen haben wir die verschiedensten Secretionszustände nebeneinander.

GILL gibt in seiner Untersuchung über den Seestichling (?) auch

über die Urnierengänge ein paar Angaben: sie sind in der Brunst von großem Querschnitt und bestehen aus einer Bindegewebsschicht und Pflasterepithel. Außerdem berichtet er, daß die Secretion sich in den Urnierengängen festsetzt.

Für *G. aculeatus* steht es nach meinen Befunden fest, daß dort die Urnierengänge nie ein Pflasterepithel besitzen.

Nur kurz erwähnt sei noch, daß auch SEMPER für die Plagiostomen in der Brunstzeit Veränderungen der Harnleiter und unteren Abschnitte der Geschlechtswege beschreibt. Danach schwillt der Harnleiter vor Eintritt der Brunst an „und biegt sich hin und her, wobei oft ein Stück des Harnleiters über und unter den Samenleiter zu liegen kommt, während er ursprünglich neben ihm verläuft“. Auch beim Weibchen kommen Verlagerungen der Schalendrüse, Eileiter usw. zur Brunst vor.

Daß die Blase im männlichen Geschlecht bedeutend größer ist, wurde schon kurz angedeutet. Die große Entfaltung hat auch eine Verlagerung des Organs zur Folge. Es erstreckt sich beim Männchen ungefähr bis zur Mitte der Niere, während es im weiblichen Geschlecht nur den 3.—4. Teil der Niere ausmacht. Zweifellos stellt die weibliche Harnblase den primitiveren Zustand dar. Von ihr läßt sich das männliche Organ leicht ableiten, wenn man sich vorstellt, daß durch die stärkere Inanspruchnahme die Blase sich gleichmäßig vergrößerte und sich nur cranialwärts ausdehnen konnte. Dadurch wurden auch die Einmündungsstellen der Urnierengänge nach vorn verschoben und letztere um 180° geknickt. Daß die Einmündungsstelle in die Blase im männlichen Geschlecht nicht an der Spitze der Harnblase zu finden ist, kann auf ein weiteres Fortwachsen des unteren Blasenteiles hindeuten. Eine Stütze findet diese Annahme durch C. K. HOFFMANN, der in der embryonalen Entwicklung vom Salm denselben Vorgang beschreibt. Junge Embryonen stehen dort auf dem Stadium, wie ihn erwachsene *Gasterosteus*-Weibchen zeigen. Indem sich die Harnblase nach vorn verlängert, erfolgt auch hier eine Knickung der Urnierengänge und die Verhältnisse bei jungen Tieren entsprechen im Prinzip dem Zustande, wie wir ihn beim Stichlingsmännchen antreffen.

Nach der Zeichnung von MÖBIUS haben wir bei *G. spinachia* hinsichtlich der Harnblase dieselbe Größendifferenz in den beiden Geschlechtern. Nur ist beim Seestichling das Verhalten gleichförmiger, da die weiblichen Urnierengänge hier nicht endständig,

sondern auf der dorsalen Fläche der Blase münden. Zwischen beiden Geschlechtern ist also nur ein gradueller Unterschied.

GILL gibt in der schon angeführten Untersuchung die Länge der Blase mit $\frac{1}{5}$ der Körperlänge an; seine sonstigen Angaben sind kurz folgende: die Blase liegt auf der rechten Seite der Bauchhöhle und mündet caudal vom Genitalporus in eine Art Cloakeneinstülpung aus; sie besteht innen aus einem häufig locker erscheinenden Epithel und einer außen darum liegenden Bindegewebsschicht; letztere wird um so dünner je mehr die Blase sich ausdehnt; hinten erscheinen Spuren von einer mittleren Muskelschicht, die die Blasenwand außerordentlich verdickt.

Was GILL als Bindegewebe angesehen hat, ist, wenn ich von *G. aculeatus* auf GILL's Sticlingsart schließen darf, Muskulatur. Diese ist beim Männchen etwa 2—3 mal so stark wie beim Weibchen. Bei ersterem fällt besonders eine starke Schicht ringförmig verlaufender Fasern auf.

Leber und Prostata.

Vom ganzen Darmtractus zeigte nur die Leber ein abweichendes Verhalten in den beiden Geschlechtern. Ihr Gewicht war beim Weibchen größer als beim Männchen. Während beim ersteren 4,1, 5, 5, 5, 5,9, 7,4% vom Körpergewicht auf die Leber entfielen, waren es beim Männchen nur 2,93, 2,97, 3,26, 3,70%. Auch diese Wägungen wurden an Tieren gemacht, die kurz vor der Brunst standen. Der feinere Bau der Leber wies, soweit er untersucht wurde, keine Unterschiede auf (vgl. auch S. 86).

Für das männliche Geschlecht eigentümlich fand ich schließlich eine Prostata, die zwischen Blase und Darm liegt (Fig. T) und den typischen Bau wie bei den anderen Wirbeltieren zeigt.

Die negativen Ergebnisse an anderen Organen.

Die Untersuchung der sekundären Geschlechtsmerkmale beschränkte sich nicht nur auf die beschriebenen Organsysteme. Auch das Herz, der übrige Verdauungstractus und die Sinnesorgane wurden in die Vergleichung mit hineingezogen.

Ersteres wurde gewogen, unterm Binocular verglichen und in Schnitte zerlegt, ohne daß es gelang, einen Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern festzustellen.

Die Länge, Dicke und der histologische Bau des Darmkanals erwiesen sich bei Männchen und Weibchen gleich.

Ebenso verhielt es sich mit den Sinnesorganen bei beiden Geschlechtern. Die Anzahl der Lateralisorgane am Kopf war dieselbe, die Geschmacksknospen waren bei Männchen- und Weibchen sehr zahlreich und von gleichem Bau; die Nasenhöhlen und Riechschleimhäute ließen in mehreren Schnittserien keinen Unterschied erkennen; die herauspräparierten Labyrinth des Männchens entsprachen in ihrer Größe und in dem Durchmesser der halbbogenförmigen Kanälen des Weibchens vollständig. Auch die Größe der Augen war in beiden Geschlechtern dieselbe, gleichfalls der Bau der Netzhaut.

Schluß.

Wir sehen also, wenn wir nochmals einen Blick auf unsere Ergebnisse werfen, daß viele Organsysteme beim Männchen stärker entwickelt sind. Dieses Verhalten ist nur möglich, wenn an anderer Stelle Energie gespart wird, und das erfolgt beim männlichen Stichling in den Hoden. Durch die Brutpflege kann nämlich eine sparsame Besamung der Eier erfolgen, das Stichlingsmännchen braucht also nicht so viel Sperma zu erzeugen wie die anderen Knochenfische, die ihre Geschlechtsprodukte einfach ins Wasser entleeren. Nach den Untersuchungen von R. HESSE entfiel nur 0,57% vom Körpergewicht des Stichlings auf die Hoden, dagegen bis zu 25,6% auf das Ovar. Was das Tier an dieser Stelle erspart, wird durch seine Muskulatur, durch die Niere, durch das lebhaftere Temperament wieder verbraucht. So zeigt sich denn, daß die beiden Geschlechter mit einer bestimmten Energiemenge zu wirtschaften haben; beide verbrauchen sie restlos, beide aber auf verschiedene Weise: das Weibchen nur im Dienste der Eiproduktion, das Männchen auch im somatischen Teil des Organismus. Nur bei dieser verschiedenen Anwendung der Energiemenge ist eine Ausbildung von sekundären Geschlechtsmerkmalen möglich.

Abgeschlossen im September 1918.

Literaturverzeichnis.

Über sekundäre Geschlechtsmerkmale.

1. BRESCA, Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 29, 1910.
2. BUSCHAN, Menschenkunde, Stuttgart 1909.
3. DARWIN, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Übers. von CARUS 1875.
4. ECKER u. WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches, 2. u. 3. Aufl., 1879—1904.
5. ELLENBERGER u. BAUM, Anatomie des Hundes, Berlin 1891.
6. FOGES, A., Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren, in: Arch. ges. Phys., Vol. 93, 1902.
7. GEYER, K., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhaemolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung, in: Z. wiss. Zool., Vol. 105, 1903.
8. HALBAN, Die Entstehung der Geschlechtscharaktere, in: Arch. Gynäkol., Vol. 70, 1903.
9. LEYDIG, Integument brünstiger Fische und Amphibien, in: Biol. Ctrbl., Vol. 12, 1892.
10. MEISENHEIMER, J., Über die Wirkungen von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches, in: Zool. Anz., Vol. 38, 1911.
11. —, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. II. Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Vol. 3, 1912.

12. NUSBAUM, Einfluß des Hodensekretes auf die Entwicklung der Brunstorgane des Landfrosches, in: SB. niederrhein. Ges. Natur- u. Heilkde. B, 1905.
13. —, Über Regeneration der Geschlechtsorgane, in: SB. naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf. B, 1906.
14. —, Innere Sekretion und Nerveneinfluß, in: Anat. Anz., Vol. 29, 1906.
15. STEINACH, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 24, 1910.
16. —, Willkürliche Umbildung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 144, 1912.
17. —, Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 27, 1913.
18. TANDLER, Über den Einfluß der innersekretorischen Anteile der Geschlechtsdrüsen auf die äußere Erscheinung des Menschen, in: Wien. klin. Wochenschr., Jg. 23, 1910.

Über das Farbenkleid.

19. BALLOWITZ, Die Innervation der Chromatophoren, in: Verh. anat. Ges. (7. Vers.), 1893.
20. —, Die Nervenendigungen der Pigmentzellen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 56, 1893.
21. —, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 13, 1893.
22. —, Über Chromatophorenorgane, schwarz-rote Doppelzellen und andere eigenartige Chromatophorenvereinigungen, über Chromatophorenfragmentation und über den feineren Bau des Protoplasmas der Farbstoffzellen, in: Verh. anat. Ges. (27. Vers.), 1913.
23. —, Über chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen, in: Anat. Anz., Vol. 42, 1912.
24. —, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera*, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 104, 1913.
25. —, Über schwarz-rote Doppelzellen und andere eigenartige Vereinigungen heterochromer Farbstoffzellen bei Knochenfischen, in: Anat. Anz., Vol. 44, 1913.
26. —, Über schwarz-rote und sternförmige Farbzellkombinationen in der Haut von Gobiiden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 106, 1913.
27. —, Das Verhalten der Zellkerne bei der Pigmentströmung in den Melanophoren der Knochenfische, in: Biol. Ctrbl., Vol. 33, 1913.
28. —, Das Verhalten der Kerne bei der Pigmentströmung in den Erythrophoren der Knochenfische. Nach Beob. an der leb. Rotzelle von *Mullus*, *ibid.*, Vol. 33, 1913.

29. BALLOWITZ, Über die Erythrophoren in der Haut der Seearbe (Mullus) und über das Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihres Pigmentes. Nach Beobachtungen an der lebenden Zelle, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 83, 1913.
30. —, Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophorenprotoplasmas, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 157, 1914.
31. —, Vier Momentaufnahmen der intrazellularen Pigmentströmung in den Chromatophoren erwachsener Knochenfische, in: Arch. Zellforschung, Vol. 12, 1914.
32. —, Zur Kenntnis des feineren Baues des Chromatophorenplasmas, *ibid.*
33. —, Über die Erythrophoren und ihre Vereinigungen mit Iridocyten und Melanophoren bei *Hemichromis bimaculatus* GILL., *ibid.*, Vol. 14, 2, 1915.
34. —, Die chromatischen Organe, Melaniridosome, in der Haut der Barsche (*Perca*, *Acerina*), in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 110, 1914.
35. —, Zur Kenntnis der Gelbzellen, Xanthophoren, in der Haut von *Blennius*, in: Arch. Zellforsch., Vol. 14, 1916.
36. —, Über die Vereinigung der Rotzellen mit den Guaninzellen in der Haut von *Mullus* und *Crenilabrus*, *ibid.*
37. EBERTH, Die Nerven der Chromatophoren, in: Verh. anat. Ges. (7. Vers.), 1893.
38. EBERTH und BUNGE, Die Nerven der Chromatophoren bei Fischen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 46, 1895.
39. EWALD und KRUKENBERG, Über Besonderheiten der Guaninablagerung bei Fischen, in: Ztschr. Biol., Vol. 19, 1883.
40. FISCHEL, Zur Frage der Pigmentballung, in: Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt., Jg. 1907.
41. FLEMMING, W., Über die Teilung von Pigmentzellen und Kapillarepithelzellen. Ungleichzeitigkeit der Kernteilung und Zelltrennung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 35, 1890.
42. FRANZ, Die Struktur der Pigmentzellen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 28, 1908.
43. v. FRISCH, Über den Einfluß der Temperatur auf die schwarzen Pigmentzellen der Fischhaut, *ibid.*, Vol. 31, 1911.
44. —, Die Pigmentzellen der Fischhaut, *ibid.*
45. HEINCKE, Bemerkungen über den Farbwechsel einiger Fische, in: Schr. naturw. Ver. Schleswig-Holstein, Vol. 1, 1875.
46. KAHN und LIEBEN, Über die scheinbaren Gestaltsveränderungen der Pigmentzellen, in: Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt., Jg. 1907.
47. LIEBEN, Über die Wirkung von Extrakten chromaffinen Gewebes (Adrenalin) auf Pigmentzellen, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 20, 1907.

48. LODE, A., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Farbwechsels der Fische, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 99, Abt. 3, 1890.
49. MIEHE, Über den Okcipitalfleck von *Haplochilus panchax*, in: Biol. Ctrbl., Vol. 31, 1911.
50. POPOFF, Fischfärbung und Selektion, *ibid.*, Vol. 26, 1906.
51. POUCHET, Des changements de coloration sous l'influence des nerfs, in: Journ. Anat. Physiol., Paris 1876.
52. PROWAZEK, Beiträge zur Pigmentfrage, in: Zool. Anz., Vol. 23, 1900.
53. SCHMIDT, W. J., Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 101, 1912.
54. —, Desgl., IV. *Uroplatus fimbriatus* (SCHNEID.) und die Geckoniden, in: Zool. Jahrb., Vol. 36, Anat., 1913.
55. —, Desgl., V. Anguinen, *ibid.*, Vol. 38, 1914.
56. —, Die Chromatophoren der Reptilienhaut, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 90, 1917.
57. —, Zur Kenntnis der lipochromführenden Farbzellen in der Haut nach Untersuchungen an *Salamandra maculosa*, in: Dermatolog. Ztschr., Vol. 25, 1918.
58. SOLGER, Zur Struktur der Pigmentzellen, in: Zool. Anz., Vol. 12, 1889.
59. —, Nachtrag zu dem Artikel „Zur Struktur der Pigmentzellen“, *ibid.*, Vol. 13, 1890.
60. —, Über Pigmentzellen und deren Zentralmasse, in: Mitt. naturw. Ver. Neupommern Rügen, Jg. 22, 1890.
61. ZIMMERMANN, Über die Teilung der Pigmentzellen, speziell der verästelten intraepithelialen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 36, 1890.
62. —, Über die Kontraktion der Pigmentzellen der Knochenfische, in: Verh. anat. Ges. (7. Vers.), 1893.
63. —, Studien über Pigmentzellen. I. Über die Anordnung des Archiplasmas in den Pigmentzellen der Knochenfische, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41, 1893.

Über Muskulatur.

64. HEIDENHAIN, M., Über die Entstehung der quergestreiften Muskulatur bei der Forelle, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 83, 1913.
65. KNOLL, Über helle und trübe, weiße und rote quergestreifte Muskulatur, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 98, Abt. 3, 1889.
66. MAURER, Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbeltieren, in: Morphol. Jahrb., Vol. 21, 1894.

67. PANETH, Die Entwicklung von quergestreiften Muskelfasern aus Sarkoplasten, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. 3, Vol. 92, 1885.
68. PYCHLAU, W., Untersuchungen an den Brustflossen einiger Teleosteer, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 43, 1908.
69. ROLLETT, Über die Flossenmuskeln des Seepferdchens und über Muskelstruktur im allgemeinen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 32, 1888.
70. VETTER, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. II., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 12.

Über Zentralnervensystem.

71. ARIËNS-KAPPERS, Phylogenetische Verlagerungen der motorischen Oblongatakerne, ihre Ursache und Bedeutung, in: Neurol. Ctrbl., Jg. 26, 1909.
72. —, Weitere Mitteilungen über die Phylogenie des Corpus striatum und Thalamus, in: Anat. Anz., Vol. 33, 1910.
73. —, Weitere Mitteilungen bezüglich der phylogenetischen Verlagerung der motorischen Hirnnervenkerne, in: Folia neurobiol., Vol. 1, 1910.
74. ARIËNS-KAPPERS und THENNISEN, Die Phylogenese des Rhinencephalons, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommisuren, *ibid.*
75. —, Zur vergl. Anatomie des Vorderhirns der Vertebraten, in: Anat. Anz., Vol. 30, 1909.
76. ARIËNS-KAPPERS und H. VOGT, Die Verlagerung der motorischen Oblongatakerne in phylogenetischer und teratologischer Beziehung, in: Neurol. Ctrbl., Jg. 27, 1910.
77. AUERBACH, Die Lobi optici der Teleosteer und die Vierhügel der höher organisierten Gehirne, in: Morphol. Jahrb., Vol. 14, 1889.
78. BACH, Weitere vergl.-anatomische und experimentelle Untersuchungen über die Augenmuskelkerne, in: SB. phys.-med. Ges. Würzburg, Jg. 1899.
79. BELLONCI, Über den Ursprung des Nervus opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 35, 1881.
80. BOEKE, Die Bedeutung³ des Infundibulums in der Entwicklung der Knochenfische, in: Anat. Anz., Vol. 20, 1901; desgl. in: Zool. Ctrbl., 9. Jg., 1902 (Ref. von MEISENHEIMER).
81. BURCKHARDT, Zur vergl. Anatomie des Vorderhirns bei Fischen, in: Anat. Anz., Vol. 9, 1893.
82. —, Bemerkungen zu STUDNICKA's Mitteilungen über das Vorderhirn, *ibid.*

83. BURCKHARDT, Schlußbemerkung zu STUDNICKA's Mitteilungen über das Fischgehirn, *ibid.*, Vol. 10, 1894.
84. —, Über den Bauplan des Gehirns, in: *Verh. anat. Ges.* (8. Vers.), 1894.
85. —, Beitrag zur Morphologie des Kleinhirns der Fische, in: *Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., Suppl.*, 1897.
86. DAMMERMAN, Der Saccus vasculosus der Fische ein Tiefen-Organ, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 96, 1911.
87. DAVID, Die Lobi inferiores des Teleosteer- und Ganoidengehirnes, *Inaug.-Diss.*, Basel 1892.
88. DESMOULINS, Anatomische und physiologische Untersuchungen über das Nervensystem der Fische, in: *Deutsch. Arch. Physiol.* (MECKEL), Vol. 7 u. 8, 1822 u. 1823.
89. EDINGER, Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Studien im Bereiche der Hirnanatomie, in: *Anat. Anz.*, Vol. 2, Jg. 1887.
90. —, Untersuchung über die vergleichende Anatomie des Gehirnes. I. Das Vorderhirn, in: *Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt.* Vol. 15. 1888.
91. —, *Desgl.*, II. Das Zwischenhirn, *ibid.*, Vol. 18, 1892.
92. —, Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche und anatomische Studien im Bereiche des zentralen Nervensystems, in: *Anat. Anz.*, Vol. 4.
93. —, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. I u. II, 1908 u. 1911.
94. FRANZ, Das intercraniale und intercerebrale Verhalten des N. trochlearis bei den Knochenfischen, in: *Anat. Anz.*, Vol. 38, 1911.
95. —, Über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 31, 1911.
96. —, Das Kleinhirn der Knochenfische, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 32, *Anat.*, 1912.
97. —, Beiträge zur Kenntnis des Ependyms im Fischhirn, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 32, 1912.
98. —, Über das Kleinhirn und die statische Funktion bei den planktonischen Fischlarven, in: *Verh. 8. internat. Zool.-Kongr.* (Graz), 1913.
99. —, Beiträge zur Kenntnis des Mittelhirnes und Zwischenhirnes der Knochenfische, in: *Folia neuro-biolog.*, Vol. 6, 1912.
100. FRITSCH, Über den feineren Bau der Zentralorgane der Fische, in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, 1875.
101. —, Untersuchung über den feineren Bau des Fischgehirns mit besonderer Berücksichtigung der Homologien bei anderen Wirbeltierklassen, Berlin 1878.
102. —, Offener Brief an meine Opponenten in Sachen „Fischgehirn“, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 38.

103. FUCHS, Die Entwicklung des Vorderhirns bei niederen Vertebraten, in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat., 1908.
104. GOLDSTEIN, Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 66, 1905.
105. GORONOWITSCH, Das Gehirn und die Kranialnerven von *Acipenser ruthenus*, in: Morphol. Jahrb., Vol. 13, 1887.
106. —, Der Trigemino-Facialiskomplex von *Lota vulgaris*, in: Festschr. GEGENBAUR, Vol. 3, 1897.
107. GOTTSCHKE, Über das Balkensystem im Fischgehirn, in: FROEDEL's Not., Vol. 36, No. 773, 1833.
108. —, Über die Vierhügel, Thalamus opticus und Stabkranz des Reil im Grätenfischgehirn, *ibid.*, Vol. 37, 1833.
109. —, Fortsetzung der Untersuchung des Grätenfischgehirns, *ibid.*, Vol. 40, No. 862, 1834.
110. HALLER, Über den Ursprung des Nervus vagus bei den Knochenfischen, in: Verh. deutsch. zool. Ges. (5. Vers. Straßburg), 1895.
111. —, Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleosteen, in: Festschr. GEGENBAUR, Vol. 3, 1897.
112. —, Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane, in: Morphol. Jahrb., Vol. 25, 1898.
113. HIRSCH, Über das Gehirn, Rückenmark und Augen der Varietäten des Goldfisches, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 35, 1914.
114. VAN DER HOEVEN, Über die Durchkreuzung des Sehnerven beim Kabeljau, in: Arch. Anat. Physiol., Vol. 6, No. 3 u. 4, 1832.
115. JAECKEL, Über die Epiphyse und Hypophyse, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1903.
116. KEILLER, Über die Morphologie des Vorderhirns der Teleosteer, in: Math.-nat. Ber. Ungarn, Vol. 24, 1906.
117. KOLSTER, Über die MAUTHNERSchen Fasern einiger Teleosteer, in: Verh. anat. Ges. (12. Vers. Kiel), 1898.
118. KRAUSE, Experimentelle Untersuchungen über die Sehbahnen des Goldkarpfens (*Cyprinus auratus*), in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 51, 1898.
119. KUPFFER, Die Deutung des Hirnanhangs, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Jg. 1894.
120. LEYDIG, Zur Kenntnis der Zirbel und Parietalorgane, in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 19, 1896.
121. LUNDBORG, Die Entwicklung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei den Knochenfischen und Amphibien, in: Zool. Jahrb., Vol. 7, Anat., 1894.
122. MALME, Studien über das Gehirn der Knochenfische, Inaug.-Diss., Upsala 1892.

123. MAYER, C., Über die Kreuzung der Sehnerven bei *Gadus morrhua*, in: FROBIEP's Notizen Natur- u. Heilk., Vol. 24, 1829.
124. MAYER, F. J. C., Über den Bau des Gehirns der Fische in Beziehung auf eine darauf gegründete Einteilung dieser Tierklasse, in: Verh. Leopold-Carol. Akad. Naturf., Vol. 30, 1864.
125. MAYSER, P., Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit Berücksichtigung der Cyprinoiden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 36, 1882.
126. MIKLUCHO-MACLAY, Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbeltiere. II. Das Mittelhirn der Ganoiden u. Teleosteer, 1870.
127. NEUMAYER, Histologische Untersuchungen über den feineren Bau des Centralnervensystems von *Esox lucius* mit Berücksichtigung vergleichend-anatomischer und physiologischer Verhältnisse, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 44, 1895.
128. PEDASCHENKO, Über eine eigentümliche Gliederung des Mittelhirns bei der Aalmutter, in: Anat. Anz., Vol. 19, 1901.
129. —, Zur Entwicklung des Mittelhirns der Knochenfische, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 59, 1902.
130. RABL-RÜCKHARD, Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., 1882.
131. —, Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde, *ibid.*, 1883.
132. —, Weiteres zur Deutung des Gehirns der Knochenfische, in: Biol. Ctrbl., Jg. 3, 1883.
133. —, Das Gehirn der Knochenfische, in: Deutsch. med. Wochenschr., Vol. 10, 1884.
134. —, Zur onto- und phylogenetischen Entwicklung des Torus longitudinalis im Mittelhirn der Knochenfische, in: Anat. Anz., Vol. 2, 1887.
135. —, Das Vorderhirn der Kranioten. Eine Antwort an Herrn STUDNICKA, *ibid.*, Vol. 9, 1894.
136. —, Noch ein Wort an Herrn STUDNICKA, *ibid.*, Vol. 10, 1895.
137. RETZIUS, Die nervösen Elemente der Kleinhirnrinde, in: Biol. Unters. (N. F.), Vol. 3, 1892.
138. RUDOLPHI, Einige Bemerkungen über die Durchkreuzung der Sehnerven bei Fischen, in: WIEDEMANN, Arch. Zool. Zootom., Vol. 1, 1800.
139. SAGEMEHL, Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. II. Einige Bemerkungen über Gehirnhäute der Knochenfische, in: Morphol. Jahrb., Vol. 9, 1884.
140. SCHAPER, Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleosteer, in: Anat. Anz., Vol. 8, 1893.
141. —, Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleosteer, *ibid.*, Vol. 9, 1894.

142. SCHAPER, Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleosteer, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 21, 1894.
143. SHELDON, The olfactory tracts and centres in Teleosts, in: *Journ. comp. Neurol.*, Vol. 22, 1912.
144. STEINER, Über das Großhirn der Knochenfische, in: *SB. Akad. Wiss. Berlin*, 1886, I u. II.
145. STIEDA, Über das Rückenmark und einzelne Teile des Gehirnes von *Esox lucius*, Inaug.-Diss., Dorpat 1861.
146. —, Studien über das Zentralnervensystem der Knochenfische, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 18, 1868.
147. —, Über die Deutung der einzelnen Teile des Fischgehirnes, *ibid.*, Vol. 23, 1873.
148. —, Zur Lösung einiger Fragen aus der Morphologie des Vorderhirns der Cranioten, in: *Anat. Anz.*, Vol. 9, 1894.
149. —, Eine Antwort auf die Bemerkungen BURCKHARDT's zu meiner vorläufigen Mitteilung über das Vorderhirn der Cranioten, *ibid.*
150. —, Bemerkungen zu dem Aufsätze „Das Vorderhirn der Cranioten“ von RABL-RÜCKHARD (*Anat. Anz.*, Vol. 9), *ibid.*, Vol. 10, 1895.
151. —, Zur Anatomie der sog. Paraphyse des Wirbeltiergehirns, in: *SB. böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Kl.* 1895, V.
152. —, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirns der Cranioten, *ibid.*, 1896, XV.
153. —, Noch einige Worte zu meinen Abhandlungen über die Anatomie des Vorderhirns, in: *Anat. Anz.*, Vol. 14, 1898.
154. —, Zur Kenntnis der Parietalorgane und der sog. Paraphyse der niederen Wirbeltiere, in: *Verh. anat. Ges.* (14. Vers.) 1900.
155. TRAUBE-MENGARINI, Experimentelle Beiträge zur Physiologie des Fischgehirns, in: *Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt.*, 1884.
156. TREVIRANUS, Über die hinteren Hemisphären des Gehirns der Vögel, Amphibien und Fische, in: *Ztschr. Physiol.*, Vol. 4, 1831.
157. WALLENBERG, Entstehung und Bedeutung der cerebralen Trigeminuswurzel, in: *Deutsch. med. Wochenschr.*, Vol. 31, 1905.
158. —, Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleosteer und Selachier, in: *Anat. Anz.*, Vol. 31, 1907.

Über Excretionssystem.

159. BROCK, Über Anhangsgebilde des Urogenitalapparates von Knochenfischen, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 44, 1887.
160. EMERY, Zur Morphologie der Kopfniere der Teleosteer, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 1, 1881.
161. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 4, 1878.

162. GILL, TH., Parental care among fresh-water fishes, in: Ann. Rep. Board Regents Smithsonian Instit., Washington 1905.
163. GROSGLICK, Zur Morphologie der Kopfniere der Fische, in: Zool. Anz., Vol. 8, 1885.
164. —, Zur Frage über die Persistenz der Kopfniere der Teleosteer, ibid., Vol. 9, 1886.
165. HEIDENHAIN, Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 10, 1874.
166. HOFFMANN, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamniern, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 44, 1886.
167. MÖBIUS, Über die Eigenschaften und den Ursprung der Schleimfäden des Seestichlingnestes, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 25, 1885.
168. OELLACHER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 23, 1873.
169. SEMPER, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Vol. 2, 1875.

Außerdem wurden berücksichtigt:

170. BRAUER, Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 1.
171. BREHM's Tierleben, 4. Aufl., Bd.: Fische.
172. GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie, 1898—1901.
173. HEIDENHAIN, M., Plasma und Zelle, 1907.
174. HESSE-DOFLEIN, Tierbau und Tierleben, Vol. 1 u. 2, 1910—1914.
175. MAIER, H. N., Beiträge zur Altersbestimmung der Fische. I. Allgemeines. Die Altersbestimmung nach den Otolithen bei Schollen und Kabeljau, in: Wiss. Meeresunters. Hrsg. Komm. wiss. Unters. deutsch. Meere Kiel u. biol. Anst. Helgoland (N. F.), Vol. 8, Abt. Helgoland, Heft 1, 1906.
176. OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Wirbeltiere, Jena.
177. RAWITZ, Lehrbuch der mikroskopischen Technik, 1907.
178. SCHIMKEWITSCH, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 1910.
179. v. SIEBOLD, C. TH., Die Süßwasserfische von Mitteleuropa, 1863.
180. STÖHR, Lehrbuch der Histologie, 15. Aufl.
181. WIEDERSHEIM, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Alle Abbildungen beziehen sich auf Chromatophoren des brünstigen männlichen Stichlings. Sie wurden mit dem ABBE'schen Zeichenapparat in der Höhe des Objektisches entworfen, unter Verwendung ZEISS'scher Okulare und Objektive.

Fig. 1—4. Xanthophoren, Rückengebiet, nach dem Leben. 1—3 expandiert, 4 geballt. Komp.-Ok. 6, Ölimm. $\frac{1}{12}$. N. Ap. 1,25.

Fig. 5. Sector einer großen Melanophore, sich expandierend und den ersten Ring von Xanthophoren ausschaltend. Rückengebiet. Nach dem Leben. Ok. 2. Ölimm. $\frac{1}{12}$. N. Ap. 1,25.

Fig. 6 u. 7. Melanophoren und Xanthophoren geballt, die ersteren die letzteren umfließend. Nach dem Leben. Vergr. wie bei Fig. 1—4.

Fig. 8. Erythrophore von der Kehle stark expandiert. Nach dem Leben. Komp.-Ok. 6, Obj. C.

Fig. 9. Desgleichen nach einem Glycerinpräparat. Näheres s. im Text. Vergr. wie in Fig. 5.

Fig. 10. Desgleichen vom Kiemenbogen. Lebend. Vergrößerung wie in Fig. 8.



Neuerscheinungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die angegebenen Preise sind die im Januar 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. — Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.

Deszendenzlehre (Entwicklungslehre). Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage. Von Dr. **S. Tschulok**, Privatdozent für allgemeine Biologie an der Universität Zürich. Mit 63 Abbild. im Text u. 1 Tabelle. XII, 324 S. gr. 8^o 1922. Mk 48.—, geb. Mk 58.—

Inhalt: 1. Einleitung. — 2. Die erste formale Voraussetzung der modernen Entwicklungslehre: die Erfassung des Geschehens unter dem Gesichtspunkte der „geologischen“ Zeit. — 3. Die zweite formale Voraussetzung der modernen Entwicklungslehre — die Bedingungen für die Aufnahme hypothetischer Elemente (für das Gebiet der „beschreibenden“ Naturwissenschaften). — 4. Die Erfassung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen mit Hilfe des taxonomischen Begriffssystems (zur Geschichte und Logik des natürlichen Systems der Tiere und Pflanzen). — 5. Das natürliche System als der Beweis der Deszendenztheorie. — 6. Ergänzende Beweise der Deszendenztheorie: aus der Morphologie, Embryologie, Chorologie und Chronologie. — 7. Das Problem der Stammbäume. — 8. Das Problem der Entwicklungsfaktoren. — 9. Die Unabhängigkeit der Deszendenztheorie von dem Stande der Stammbaum- und Faktorenforschung. — 10. Die Gegner der Deszendenztheorie. — 11. Begriffsverwirrung und Uneinigkeit bei den Anhängern der Deszendenztheorie. — 12. Anhang: Über die Logik und Geschichte des biogenetischen Gesetzes. — Autorenregister. Register der Pflanzen- und Tiernamen.

Bisher hat es an einer Darstellung der gesamten Entwicklungslehre gefehlt, in der die einzelnen Elemente derselben so klar herausgearbeitet waren, daß man jeder neu ankommenden Erkenntnis, betreffe sie neue Tatbestände oder neue Deutungen und Verbindungen von Tatbeständen und Ideen, sofort ihren bestimmten Platz im System der Gesamtlehre zuweisen könnte. Diese Lücke sucht das vorliegende Lehrbuch auszufüllen. Unabhängig von historischen Umständen und frei von den Einflüssen der „Parteilichungen“ hat der Verfasser versucht, eine rein normative Darstellung zu geben, die nur der inneren, immanenten Logik der Sache selbst folgt. Ein solcher Versuch, zum erstenmal unternommen, wird für Lernende wie Lehrer der Biologie von größtem Interesse sein.

Fauna et Anatomia ceylanica. Zoologische Ergebnisse einer Ceylonreise, ausgeführt mit Unterstützung der Ritter-Stiftung 1913/14 von L. Plate. Herausgegeben von Dr. **L. Plate**, Professor der Zoologie und Direktor des Phylet. Museums in Jena. Band I. Mit 76 Abbild. im Text u. 29 Tafeln. V, 364 S. gr. 8^o 1922. Mk 180.—

Inhalt: 1. L. Plate, Über zwei ceylonische Temnocephaliden. Mit 2 Tafeln. — 2. L. Plate, Übersicht über biologische Studien auf Ceylon. Mit 4 Abbild. und 9 Tafeln. — 3. L. Plate, Die rudimentären Hinterfüßel von *Phyllium pulcherrimum* Serv. Mit 2 Abbild. u. 1 Tafel. — 4. Charlotte Kretzschmar, Das Nervensystem und osphradiumartige Sinnesorgan der Cyclophoriden. Mit 36 Abbild. und 4 Tafeln. — 5. Elisabeth Schneider, Das Darmsystem von *Cyclophorus ceylanicus*. Mit 23 Abbild. und 5 Tafeln. — 6. F. Prinzhorn, Die Haut und die Rückbildung der Haare beim Nauphiden. Mit 3 Tafeln. — 7. R. Vogel (Tübingen), Bemerkungen zur Topographie und Anatomie der Leuchtorgane von *Luciola chinensis* L. Mit 1 Tafel. — 8. Frida Preiß, Über Sinnesorgane in der Haut einiger Agamiden. Zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetiere. Mit 9 Abbild. und 4 Tafeln.

Hiermit erscheint der erste Band der *Fauna et Anatomia ceylanica*, welche die wissenschaftlichen zoologischen Ergebnisse der Ceylonreise Plates darstellen soll. Es handelt sich um Abhandlungen systematisch biologischen oder anatomischen Charakters, die zuerst in der jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft erschienen sind und dann von Zeit zu Zeit in der *Fauna et Anatomia ceylanica* als Bände zusammengefaßt werden sollen, um allen denjenigen Instituten, Museen und Gelehrten, welche sich besonders für das indomalayische Gebiet interessieren, Gelegenheit zu geben, die Resultate der Reise in einfacher Form kennen zu lernen.

Ueber den Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. Von **Karl v. Frisch**, a. o. Prof. an der Universität München. Mit 7 Abbild. im Text u. 2 Tafeln. (Schülerabdruck aus „Zoolog. Jahrbücher“, Abt. f. Zool. u. Phys. Bd. 38. III. 68 S. gr. 8^o 1921. Mk 18.—)



Neuerscheinungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die angegebenen Preise sind die im Januar 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den entsprechenden Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.

Elephas columbi Falconer. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Elephanten und zum Entwicklungsmechanismus des Elephantengebisses. Von Prof. Dr. **W. Soergel**, Tübingen. (Geologische und palaeontologische Abhandlungen. Bd. 18 [N. F. Bd. 14] Heft 1/2.) Mit 15 Abbild. im Text und 8 Tafeln in Lichtdruck. 99 S. Fol. (23,5 × 31 cm.) **Mk 150.—**

Diese Arbeit behandelt die diluvialen Elephanten Amerikas, die bisher eine recht stiefmütterliche Beachtung gefunden haben. Es fehlte eine, das nordamerikanische und das reiche mexikanische Material zusammenfassende Darstellung, die zugleich in ausgedehnten Vergleichen mit anderen Arten die Stellung der amerikanischen Elephanten im Stammbaum des Elephanten festlegt.

Nicht nur für Paläontologen, sondern ebenso auch für den Zoologen und Anatomen wird diese Schrift wertvoll sein.

Die Damaster-Coptolabrus-Gruppe der Gattung Carabus. Von Dr. phil. et med. **Gustav Hauser**, o. ö. Prof. an der Univers. Erlangen. Mit 10 Tafeln im Lichtdruck u. 1 lithogr. Tafel. (Sonderdruck aus „Zoolog. Jahrbücher“. Abt. f. Systematik. Bd. 45.) V, 394 S. gr. 8° 1921 **Mk 140.—**

In dieser Monographie werden die bis jetzt bekannten Coptolabrus-Formen, deren Beschreibungen in den verschiedensten entomologischen Zeitschriften zerstreut und zum Teil schwer zugänglich sind, in übersichtlicher Darstellung zusammengefaßt. Diese Bearbeitung der schönsten und vornehmsten Gruppe der Käferwelt dürfte für weitere Kreise der Entomologen von größtem Interesse sein. Das Werk ist mit ganz hervorragenden Lichtdrucktafeln ausgestattet und soll nach dem Wunsche des Verfassers, der mit seiner 2300 Exemplare zählenden Sammlung der berufenste war, eine auf Grund dieses Materials erschöpfende Beschreibung zu geben, zu einer noch gründlicheren Forschung auf diesem lohnenden Gebiete anregen.

Lebensdauer, Altern und Tod. Von Dr. **E. Korschelt**, Prof. d. Zoologie u. vergleich. Anatomie an der Univers. Marburg. Zweite, umgearbeitete und stark vermehrte Auflage. Mit 107 Abbild. im Text. VII, 307 S. gr. 8° 1922 **Mk 48.—, geb. Mk 58.—**

Inhalt: Einleitung. — 1. Angaben über die Lebensdauer der Tiere. 2. Lebensdauer und Altern der Pflanzen. 3. Die verschiedenen Todesursachen. 4. Die Lebensdauer der Einzelligen. 5. Protozoenkolonie; Zellenstaat und Metazoen, Zelldifferenzierung und Abnutzung. 6. Rückbildung und Untergang von Zellen und Organen beim normalen Lebensprozeß. 7. Beschränkung der Zellenzahl in den Organen (Zellkonstanz). 8. Das Altern von Zellen im Zellenverband. 9. Altersveränderungen an Organen. 10. Verjüngung von Zellen und Geweben. 11. Verjüngung und Lebensverlängerung. 12. Ruhezustände und Lebensdauer. 13. Fortpflanzung und Lebensdauer. 14. Die Beziehungen der Lebensdauer und andere sie bestimmende Ursachen. 15. Allgemeine Fragen der Lebensdauer und Todesursachen. Schlußbetrachtungen. — Literatur-, Namen- und Sachverzeichnis.

Die moderne Weltanschauung und der Mensch. Sechs öffentliche Vorträge. Von Dr. phil. **Benjamin Vetter**, weil. Prof. an der sächs. techn. Hochschule in Dresden. Mit einem Vorwort von Prof. Dr. Ernst Haeckel in Jena und einem Bildnis des Verfassers. Sechste, unveränderte Auflage. XII, 143 S. gr. 8° 1921 **Mk 16.—, geb. Mk 23.—**

Inhalt: 1. Einleitendes. — 2. Das einheitliche Weltbild der modernen Forschung. — 3. Der Mensch. — 4. Das Sittengesetz auf natürlicher Grundlage. — 5. Religion und Philosophie. — 6. Entwicklungsgeschichte der Religion und ihre philosophische Begründung. Zusammenfassung der Ergebnisse und Ausblick auf künftige Zustände des Menschengeschlechts.

Die Vorträge entbehren jedes polemischen und verletzenden Beigeschmackes und sind das geistige Vermächtnis eines verdienten Forschers und edeldenkenden Menschen. Alle, welche an den geistigen Strömungen der Gegenwart mit Interesse teilnehmen, werden diese Vorträge mit Freuden lesen.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG FÜR ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

BEGRÜNDET VON J. W. SPENGEL
HERAUSGEGEBEN VON PROF. DR. S. BECHER IN GIESSEN

BAND 39, HEFT 2

MIT 63 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1922

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

(Abt. f. Physiol., Bd. 39, 2)

Seite

STOLTE, HANS-ADAM, Experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden. Mit 17 Abbildungen im Text und Tafel 2	149
GOFFERJE, MARGARETE, Über den Einfluß verschiedener Salze auf die Entwicklungsdauer von <i>Culex pipiens</i> L. und auf das Verhalten der <i>Culex</i> -Larven während der Submersion. Mit 46 Abbildungen im Text	195

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Von März 1922 ab erscheint im Auftrage der Deutschen Zoologischen Gesellschaft unter dem Titel

Zoologischer Bericht

eine neue zoologische Zeitschrift, deren Herausgabe auf der Versammlung in Göttingen beschlossen war. Das erste Heft gelangte soeben zur Ausgabe.

Mit der Begründung des „Zoologischen Berichtes“ wird einem von vielen Seiten geäußerten Wunsche entsprochen und eine Zeitschrift geschaffen, die den Leser in Form von kurzen Referaten und Literaturübersichten über alle Erscheinungen des In- und Auslandes auf dem Gebiete der allgemeinen Zoologie — soweit es zurzeit möglich ist — zuverlässig und rasch unterrichtet. Die Herausgabe erfolgt durch Herrn Prof. Dr. C. Apstein-Berlin und unter Mitwirkung von Prof. Dr. E. Korschelt-Marburg, Prof. Dr. P. Mayer-Jena, Prof. Dr. J. Schaxel-Jena und Prof. Dr. W. Schleip-Würzburg.

Der Preis für den Band beträgt M. 240.— für Deutschland und Oesterreich, M. 480.— für das Ausland mit höchwertiger Währung.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden.

Von

Hans-Adam Stolte.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Mit 17 Abbildungen im Text und Tafel 2.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Material und Methode.

Der Teilungsverlauf bei *Nais* in schematischer Darstellung.

I. Beobachtungen und Versuche zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Nais*.

a) *Nais elinguis* FIGUET.

A. Versuche.

B. Beobachtungen.

b) *Nais variabilis* FIGUET und einzelne andere Arten.

A. Beobachtungen.

B. Versuche und Besprechung der Ergebnisse.

1. Ernährung.

2. Temperatur.

3. Lebensalter.

4. Wirkung von Sexualität.

5. Reservestoffbildung.

6. Veränderung des Chloragogens.

II. Wirkung regenerativer Vorgänge auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

III. Besprechung einiger Literaturangaben und zusammenfassende Betrachtung der Ergebnisse.

Einleitung.

Seit O. F. MÜLLER über die Würmer des süßen und salzigen Wassers schrieb (1771) sind die Naiden häufig Gegenstand beobachtender und experimenteller Untersuchungen gewesen. Im 19. Jahrhundert ist die Biologie dieser Oligochäten besonders durch die Arbeiten von TAUBER (1873, 1874) und SEMPER (1876—1878) erforscht worden. Um die Jahrhundertwende unternahmen MICHAELSEN (1900) und FIGUET (1906) die systematische Aufteilung der Familie, ohne die eine Klärung des verschiedenartigen biologischen Verhaltens der Naiden nicht möglich war. Während aber SEMPER's Arbeit über die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere, in der er die histologischen und organogenetischen Vorgänge beim Wachstum und der Teilung der Naiden untersucht, anregend gewirkt hat bis in die neueste Zeit, wo DALLA FIOR (1909) die Untersuchungen SEMPER's nochmals nachprüfte und zum großen Teil bestätigte, sind die „Beiträge zur Biologie der Oligochäten“ des Würzburger Zoologen wenig beachtet worden. Auch seine Anregung die Naiden für das Experiment heranzuziehen fand kein Gehör. So kam es, daß in der Folge die Naiden nur im Rahmen faunistischer Arbeiten behandelt wurden und zwar häufig recht summarisch. Dabei täuschte die Breite der Erkenntnisse über ihre mangelnde Tiefe hinweg.

In den folgenden Blättern soll versucht werden im Anschluß an die vernachlässigte Arbeit SEMPER's die Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Naiden in verschiedenen Richtungen zu klären und richtig zu stellen.

Den ersten Hinweis auf diese Fragen gaben mir im Jahre 1913 die Herren Proff. WOLTERECK und HEMPELMANN in Leipzig. Nach 5 jähriger Unterbrechung durch den Weltkrieg war es mir durch das lebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Prof. SCHLEIP möglich gemacht, die Arbeiten im Würzburger Zoologischen Institut fortzusetzen und zwar auf seine Anregung hin auf bedeutend erweiterter Grundlage. Ich hoffe mit diesen Untersuchungen einige neue Tatsachen zur Frage der Limicolenfortpflanzung beigebracht zu haben.

Material und Methode.

Zur Untersuchung wurden herangezogen: In Leipzig *Nais elinguis* FIGUET, in Würzburg *Nais variabilis* FIGUET. Daneben wurden einige Beobachtungen an *Nais communis* FIGUET und *Pristina longisetæ* EHRLG. gemacht. Die beiden letztgenannten Arten kommen

für die allgemeinen Resultate weniger in Frage und dienten nur zum Vergleich. *Nais elinguis* ist ein ausgesprochenes Frischwassertier und eignet sich deshalb nicht für experimentelle Arbeiten. Nur die Resultate der Beobachtungen im Freien kann ich bei dieser Art als beweisend ansehen und heranziehen. In *Nais variabilis* fand ich in Würzburg eine bei richtiger Fütterung außerordentlich plastische Art, wenngleich von den Limicolen ganz allgemein gesagt werden muß, daß sie nicht das Material darstellen, was frühere Forscher, vor allem SEMPER, in ihnen zu haben glaubten. Schon TIMM (1883) äußert sich sehr skeptisch über die Brauchbarkeit der Naiden für experimentelle Arbeiten. In irgendeiner Hinsicht lassen sie den Experimentator immer im Stich. So mußte durch die Ungunst der Verhältnisse bei meinen Untersuchungen die Beobachtung der *Nais variabilis* in der freien Natur lückenhaft bleiben.

Als Futter wurde Detritus von Laubaufgüssen gegeben, bis ich feststellte, daß *N. variabilis* sich am besten mit dem Bakterienüberzug stehender Gewässer füttern ließ. Vor allem war *Bacillus subtilis* ein geeignetes Futter. Im Frühjahr allerdings gediehen die Würmer ungleich besser in dem von Grünalgen und Diatomeen erfüllten Detritus des Fundorts, der in geringen Mengen in die Zuchtschalen gegeben wurde. Da *N. variabilis* sich im Gegensatz zu *N. elinguis* gegen den Sauerstoffmangel stehenden Wassers gar nicht empfindlich zeigte, fanden die Würmer in ZIMMERMANN-Schalen und tiefen Uhrschildchen einen ihnen zusagenden Lebensraum.

3 Temperaturgruppen kamen für meine Versuche in Würzburg in Betracht: Kellertemperatur = ca. $+5^{\circ}$ C. (während der Versuchsmomente Okt.—April), Zimmertemperatur = $+10-15^{\circ}$ C. und Thermostatentemperatur = $+20-25^{\circ}$ C.

Fixiert wurden die Naiden mit heißem konzentrierten Sublimat $+5\%$ Essigsäure nach vorangegangener Betäubung mit $0,1\%$ Cocainlösung. Die trotzdem vielfach gewundenen Würmer wurden mit Vorteil im Collodiumtropfen auf Glasplättchen eingeschlossen. So war eine Orientierung parallel zur Glasplatte verhältnismäßig leicht möglich.

Als Schnittfärbungen verwendete ich:

BÖHMER's Hämatoxylin — Pikrokarmin,

HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin — Orange G., Safranin — Lichtgrün.

Totalpräparate wurden mit Boraxkarmin gefärbt in Canadabalsam oder ungefärbt in Glyceringelatine eingeschlossen.

Der Teilungsverlauf bei Nais in schematischer Darstellung.
(Hierzu Fig. A—C.)

Wenn ein Wurm etwa das Doppelte seiner normalen Zooidlänge erreicht hat, tritt in seiner Mitte eine Teilungszone in Form eines wulstartigen Ringes auf. Auf die Histologie dieser Teilungszone brauche ich nicht einzugehen. Ich verweise dafür auf die Arbeiten von SEMPER (1876—1877) und DALLA FIOR (1907). Etwa in der

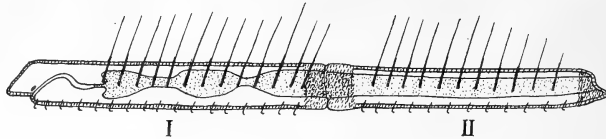


Fig. A.

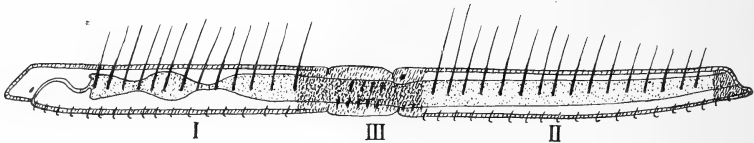


Fig. B.

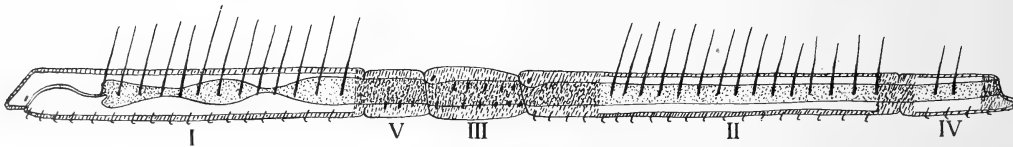


Fig. C.

Mitte dieses Wulstes bildet sich eine Ringfurche, die spätere Trennungslinie der beiden Teilindividuen. Dieses Stadium stellt Fig. A¹⁾ dar. Von hier ab kann die weitere Entwicklung verschiedene Wege einschlagen: entweder vertieft sich die Furche, und der Wurm wird völlig durchgeschnürt, die Teile wachsen wiederum zur doppelten Länge aus, und derselbe Vorgang wiederholt sich. Oder die Teilindividuen bleiben verbunden, während weitere Wachstumsvorgänge in der vorderen Hälfte der Zone sich abspielen. Dabei läßt sich in erster Linie ein normales Längenwachstum dieses späteren Afterendes feststellen. Erfolgt auch jetzt noch keine Durchschnürung des Wurmes, so fällt als nächster Schritt in der Kettenbildung ein neuer Teilungsring auf, der im vorderen Teil des

1) Sämtliche Textfiguren, soweit nicht schematisch, mit Komp.-Ok. 4, Apochromat 16 mm, LERTZ' Zeichenapparat gezeichnet. Sämtliche Textfiguren sind auf die Hälfte verkleinert.

embryonalen Mittelstücks der Kette sichtbar wird. Dieser Zustand ist in Fig. B dargestellt. Nunmehr ist Teilindividuum III umgrenzt. Es entsteht zwischen den beiden gleichalten Ausgangsindividuen als völlig aus neugebildeten Elementen aufgebaut; vorn ist es mit dem „Kopfteil“ (SEMPER) in die embryonale Wucherung einbezogen, aus der sich vorwärts von III das Individuum V differenzieren wird, mit dem „Rumpfteil“ grenzt es an den Kopfteil des hinteren Ausgangsindividuums (= II). Wir beobachten zahlreiche Würmer, die auf diesem Entwicklungsstadium sich trennen, und zwar erfolgt die Durchschnürung dann hinter dem Zooid III, also in der ältesten Ringfurche. Bleibt aber der Verband dieser dreifachen Kette bestehen, dann sehen wir, daß in dem inzwischen zu nahezu doppelter Länge ausgewachsenen Individuum II eine neue Zone gebildet wurde. Sie trennt von der Kette das hinterste Stück als Zooid IV ab. Inzwischen ist auch das Wachstum der vor dem Zooid III gelegenen Neubildungen soweit fortgeschritten, daß sie in ihrem vorderen Teile eine neue Zone entstehen lassen, die nach vorn das Zooid V begrenzt, das hinten an III anstößt. Diese fünffache Kette ist in Fig. C abgebildet. Größere Kettenbildungen sind recht selten. FIGUET (1906) fand sechsfache Ketten nur bei *N. elinguis*. Ich fand die Anfänge dazu auch bei *N. variabilis* im Frühjahr 1920: im Zooid III war die erste Anlage einer Teilungszone sichtbar. Es wird also dieses Zooid VI, wie zu erwarten war, zwischen III und II angelegt.

Dies ist im Schema der Verlauf der Teilung bei den von mir untersuchten *Nais*-Arten. Abweichungen von dieser Norm, wie verzögertes Längenwachstum und der wechselnde Zeitpunkt der Ketten-durchschnürung, sind Unterschiede gradueller, nicht prinzipieller Art. Das durch sie veränderte Bild der Teilungs- und Wachstumsvorgänge ist der Ausdruck der durch verschiedene Reaktionskonstanten beeinflussten Reaktionsnorm.

Auf zwei Punkte allgemeiner Art muß in diesem Zusammenhange noch hingewiesen werden. Während O. F. MÜLLER grundsätzlich 2 verschiedene Methoden der Vermehrung annimmt, die Knospung und die „Zeugung aus dem Aftergelenk“, ist schon von älteren Autoren wie PERRIER (1870) und SEMPER betont worden, daß ein tatsächlicher Unterschied zwischen beiden Methoden nicht besteht. Trotzdem scheint mir dieser Punkt in der neueren Literatur nicht genügend betont zu werden. Es ist überall nur das caudal gerichtete Wachstum, das die paratomische Teilung der Naiden ausmacht. Es produziert sowohl die neuen Segmente am Hinterende des Ausgangs-

tieres als auch die im vorderen Teil jeder Zone, der ja immer wieder zum Hinterende eines Zooids wird. Im Gegensatz dazu ist das Wachstum des hinteren Zonenstücks begrenzt, weil seine Aufgabe mit der Bildung des Kopfteils beendet ist, der nach meinen Beobachtungen konstant aus 5 Segmenten besteht. (PIGUET [1906] hat für *N. communis* andere Befunde mitgeteilt.) Der augenfällige Unterschied zwischen den Wachstumsvorgängen am Hinterende und denen in der Mitte der Kette liegt darin, daß die Segmente am Hinterende frühzeitiger ihre definitive Gestalt annehmen und damit schneller sich den vor ihnen liegenden alten Segmenten angleichen, während die zwischen alten Segmenten eingeschobenen Zonen trotz stürmischer Bildungsprozesse eingezwängt und abhängig sind von dem Maße, in dem die Organe, die im Bereich der Zone erhalten bleiben, vor allem der Darm, durch Einschieben neuer Elemente im Wachstum folgen. Daß das Darmwachstum oft hinter dem der ecto- und mesodermalen Schichten zurückbleibt, geht aus einer Anzahl meiner Regenerationsversuche deutlich hervor und wird später erläutert werden. Die nicht völlig durchgeführte Gleichsetzung des Zonenwachstums mit der Vermehrung der Segmente am Afterende des Wurmes ist wohl auch der Anlaß gewesen, daß PIGUET (1913) ein Schema einer Kette aufstellte, in dem er Zooide mit vorwiegend alten und solche mit neugebildeten Segmenten unterschied. Und damit komme ich zu dem zweiten Punkt: Sehen wir uns nochmals Fig. C an: I und II sind die Teile des Ausgangstiers und also alt, III und V sind unbestreitbar neugebildet. Wie steht es aber mit IV? PIGUET ist der Meinung in ihm ein Zooid aus alten Segmenten vor sich zu sehen. Gehen wir nach Fig. A von einem Wurm von 24 Segmenten aus. (Ich zähle nur die Segmente, die Rückenborsten tragen, weil die des Kopfteils immer an Zahl konstant sind.) Er teilt sich hinter dem 13. Borstensegment zum ersten Male. I und II sind also etwa gleich lang. Sie bleiben aber zur Kette verbunden und wachsen deshalb äußerlich betrachtet in recht verschiedener Weise aus, wie oben geschildert wurde. Dadurch gewinnt man leicht den Eindruck, daß die neuen Borstensegmente von II älteren Datums seien als die zwischen die beiden alten Teilindividuen eingekellt sich bildenden Segmente von I, die allerdings sehr bald durch eine Zone von I getrennt werden. Gewöhnlich später entsteht die entsprechende Zone, die die neugebildeten Segmente von II trennt, das Zooid IV. Die Differenz in der Entwicklung des Chloragogens beider Zooide ist ein Maßstab für die ihrer Gesamtentwicklung. Wir sehen III im

Längenwachstum beschränkt, IV dagegen sich frei entfalten. Der Zeitpunkt der Entstehung beider, auf den es hier nur ankommt, ist gleich.

In derselben Arbeit führt PIGUET in seinem Teilungsschema auch das Zooid VI an, und zwar soll es aus alten Segmenten zwischen III und II sich bilden. Abgesehen davon, daß mir kurz vor Abschluß dieser Arbeit sechsfache Ketten von *N. variabilis* zu Gesicht kamen, die mir die Unrichtigkeit der Angabe bestätigten, könnte schon eine Überlegung Zweifel an der Angabe PIGUET's aufkommen lassen: der Kopfteil von II stammt aus der 1. Zone des Ausgangstiers. Alle Segmente, die cranial von diesem Kopfteil liegen, bis zu dem letzten alten Segment von I, sind in Bildung begriffene Segmente. Wo ist da zwischen I und II Platz für ein aus alten Segmenten bestehendes Zooid?

Ich möchte zum Schluß nochmals betonen, daß die geschilderte Teilungsfolge sich nur auf die Gattung *Nais* bezieht. Bei *Stylaria* und *Pristina*, bei denen durch jede Teilungszone ein altes Segment in das junge Tier einbezogen wird, existieren solche aus ganz gleichmäßig alten Segmenten bestehende und deshalb im Zeitpunkt der Entstehung bestimmbare Zooide nicht.

I. Beobachtungen und Versuche zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Nais*.

Die erste Tatsache, die dem Beobachter einer Naidenpopulation in die Augen springt, ist die wechselnde Lage der Teilungszone. Auch den alten Beobachtern war das nicht entgangen. Sie suchten Gesetzmäßigkeiten hinter dieser Erscheinung zu entdecken, Versuche, die SEMPER in seiner Arbeit über die Biologie der Oligochäten zurückwies. Er machte die Summe der äußeren Einflüsse für die Variation der Zonenlage verantwortlich. Diese Anschauung blieb bis in die neueste Zeit bestehen und wurde besonders durch PIGUET vertreten. Vor wenigen Jahren hat SCHUSTER (1915) auf Grund seiner faunistischen Beobachtungen an Naiden Sachsens behauptet, die direkte Abhängigkeit der Zonenlage von der Temperatur nachgewiesen zu haben. Ich werde unten zeigen, daß diese Ansicht den Tatsachen zuwiderläuft, wenn auch sein Resultat bei der rein faunistischen Beobachtungsweise verständlich ist. Im Jahre 1891 ist von BOURNE versucht worden, für die Aufteilung des Naidenkörpers einen exakten Ausdruck zu finden. Er nahm an, daß die Zahl der Segmente vor der Zone für jede Art konstant sei und

nannte sie n . Ausserdem hielt er die Zahl der Segmente des Kopfteils für einen konstanten Genuscharakter. Hat sich die Konstanz von n auch nicht als richtig erwiesen, so werde ich doch den Begriff als solchen in dieser Arbeit beibehalten. Von SEMPER stammt die Einteilung des Wurmkörpers in den Kopfteil ohne Rückenborsten und den Rumpfteil. Von demselben Forscher übernehme ich die Art der Segmentzählung, wobei nur die mit Rückenborsten angeführt werden; bei Vergleich mit den Angaben anderer Forscher, besonders FIGUET's und SCHUSTER's, ist meinen Resultaten die Zahl der Kopfsegmente, für die Gattung *Nais* = 5, hinzuzuzählen. Am caudalen Ende des Wurmes wurden die Segmente gezählt, deren Bauchborsten über die Epidermis hervorgewachsen waren.

Schließlich bedarf noch der Erwähnung, daß in dieser Arbeit nur eine kleine Anzahl der Versuche mitgeteilt wird. Eine vollständige Wiedergabe des Protokolls verbietet sich bei den heutigen Schwierigkeiten der Papierbeschaffung und Drucklegung von selbst. Sämtliche Resultate sind durch vielfache Versuche festgestellt, auch stelle ich jederzeit meine Journale zur Nachprüfung zur Verfügung.

a) *Nais elinguis* FIGUET.

Meine Versuche an *N. elinguis* in den Jahren 1913 und 1914 führten zu keinem eindeutigen Resultat, weil der Wurm als Frischwassertier die Zucht im stehenden Wasser nicht vertrug, vor allem aber weil die Futterfrage nicht restlos gelöst wurde. Nur der Vollständigkeit halber werde ich die Zuchten erwähnen. Als um so brauchbarer erwiesen sich die Beobachtungen im Freien: das zahlreiche Material lieferte gute Durchschnittswerte, die Würmer beider Fundorte in der Leipziger Umgebung lebten unter ökologisch gleichen Bedingungen und verhielten sich, wie vergleichende Beobachtung erwies, völlig gleich.

A. Versuche.

Ich begann meine Versuche mit Einzelzuchten in dem Bestreben, Einblick in den Verlauf der Schwankungen des Wertes n zu gewinnen. Diese Einzelzuchten hatten den Charakter von Wärmekulturen und ergaben ziemlich allgemein ein Sinken von n . Ich habe aber damals zu wenig Wert auf Kontrolle von Art und Menge der Nahrung gelegt. (Die Zuchten hielten sich gut unter Beigabe von etwas Laubdetritus.) Es erscheint mir nach Kenntnis der neuen Resultate durchaus möglich, daß die Bacterienflora in höherer Tem-

peratur günstigere Bedingungen fand und somit eine bessere Nahrungsquelle für die Würmer darstellte. Jedenfalls geben diese Versuchsanordnungen kein klares Bild. Als Tatsachen wären zu erwähnen, daß die Teilung bei den Abkömmlingen lebhafter ist als bei den Ausgangstieren und daß sich bei manchen jüngeren Zooiden vor dem Absterben eine Neigung zur Vergrößerung von n zeigt.

Kälteversuche mit einzelnen Würmern unterblieben, da die herabgesetzte Reaktionsgeschwindigkeit die Teilungsvorgänge zu langsam ablaufen ließ und deshalb schädigende Einflüsse die Oberhand gewannen. Ich gehe deshalb gleich zu den Sammelzuchten über, die bei hoher und tiefer Temperatur angesetzt wurden. Als auffälligste Tatsache ergaben die Wärmekulturen den beschleunigten Kettenzerfall: die Erscheinung größerer Teilungsintensität werden wir überall als Wirkung höherer Temperatur wieder finden. Im ganzen zeigte sich *N. elinguis* bei dieser Art Versuche als ganz besonders ungeeignetes Zuchtobjekt. Selten konnte eine Zucht länger als 8 Tage am Leben gehalten werden. Einige Kontrollzuchten, deren Temperatur nur wenig von der des Fundorts differierte, hielten sich besser, ließen aber keinerlei Schwankung im Mittelwert von n erkennen.

Für *N. elinguis* als Kaltwassertier versprochen Kältesammelzuchten den größten Erfolg. Aber auch diese Kälteversuche passen sich schlecht in eine richtige Deutung ein. Zwar läßt sich im Mittelwert ein Steigen von n feststellen. Es bleibt aber unentschieden, ob die Temperatur den Ausschlag gegeben hat oder ob die Ernährung den entgegengesetzten Einfluß wie bei den Wärmeversuchen auf die Länge der Zooide ausübt. Schließlich soll nicht unerwähnt bleiben, daß der Zeitpunkt für diese Zuchten nicht passend gewählt worden war. Wie meine neueren Untersuchungen ergeben haben, sind sehr kurze Zooide ganz besonders empfindlich gegen Schwankungen in der Ernährung, die doch bei solchen Versuchen nicht ausbleiben. Außerdem fallen die Versuche in eine Zeit des Übergangs zur Geschlechtsperiode, und da diese ebenfalls eine Verlängerung der Zooide hervorruft, ist nicht zu entscheiden, ob die Veränderung von n durch die Einflüsse des Experiments oder der Sexualität verursacht wurde.

Das Ergebnis dieser Versuche ist, daß uns zwar eine Antwort auf unsere Fragestellung nicht geworden ist, daß sich aber die Notwendigkeit ergeben hat durch die Prüfung der einzelnen Reaktionskonstanten den komplexen Begriff der äußeren Einflüsse in seine

Bestandteile zu zerlegen, um deren Wert für die Reaktionsnorm der einzelnen Formen zu erkennen. Dies wurde in Würzburg mit *N. variabilis* versucht.

B. Beobachtungen.

Die Beobachtungen begannen im Jahre 1913. Fundorte waren ein schnellfließender Waldbach bei Grimma in Sachsen und ein ebensolcher Bach bei Leisnig i. S. Beide Punkte sind in demselben steinigen Untergrund des Quarzporphyrs des Muldentals gelegen, beide Bäche dicht von Bäumen umstanden, deren Fallaub einen Nährboden für die Futterorganismen der Würmer darstellt. Hier wie dort waren die Würmer nur kurz vor der Einmündung des Baches in die Mulde zu finden. Es kann wohl angenommen werden, daß die ökologischen Bedingungen an beiden Stellen gleich waren.

Bei Besprechung der Aufzeichnungen verweise ich auf die Tabelle Ia. Die Angaben für Januar und Februar 1913 sind nur Näherungswerte von n , lagen aber sehr nahe bei 12. Erst von Ende Februar ab liegen genaue Angaben vor. Die Tabelle I zeigt die Kurve der Bewegung von n und zwar Ia die Beobachtungen an *N. elinguis*. Dazu ist in Beziehung gesetzt die Temperaturkurve der Beobachtungsmonate im Mittel der Dekaden. An der Hand der Tabelle mögen die weiteren Beobachtungen besprochen werden:

Im März erfolgt ein rapider Sturz der Kurve. Keine Frage, daß hier ein äußerst wirksamer Faktor tätig ist, der die Verkürzung der Zooide zur Folge hat; aber schon bemerken wir im April wiederum ein Ansteigen, das sich fortsetzt bis im Durchschnitt $n = 12$ ist. Gleichzeitig wurden im April bei einzelnen Naiden Geschlechtsorgane festgestellt, zuerst noch bei Anwesenheit einer Zone. Später schwindet in dem Maße der Ausbildung der Geschlechtsorgane jegliche Zonenanlage, indem hintere Zooide sich abtrennen und der Wurm lang auswächst. So findet man geschlechtsreife Würmer mit Clitellum meist in einer Länge von etwa 24 Borstensegmenten. In einem Fang vom 28./5. 1913 fand ich nur geschlechtsreife Würmer ohne Teilungszone, am 3./6. 1913 20 Exemplare von *N. elinguis* im Leisniger Bach, die sämtlich den Wert $n = 12$ aufwiesen, am 12./6. am selben Fundort Naiden mit $n = 12$ und ohne Zone. Keine Frage, daß auch bei *N. elinguis* völlige Geschlechtsreife den Teilungsvorgang aufhebt, wie schon SEMPER von den von ihm untersuchten Naiden berichtet. Äußerer

Umstände halber mußten die Beobachtungen bis August dieses Jahres unterbrochen werden. Am 19./8. ergab ein Naidenfang von 26 Würmern 5, deren Reste von Geschlechtsorganen im Zustand der fettigen Degeneration sich befanden. Die Organe hatten ein dunkelgelbes Aussehen und waren unregelmäßig umgrenzt. Neben 12zähligen fand ich 11- und 10zählige Individuen. Später wurden keine Würmer mit Geschlechtsorganen mehr beobachtet und eine Verkürzung der Zooide greift wieder Platz. Im November liegen die Mittelwerte zwischen 9 und 11, im Dezember und im Januar 1914 steigt die Kurve mäßig an, und vom Februar ab beginnt derselbe Kurvenverlauf mit geringen Abänderungen, deren wichtigste ist, daß im Jahr 1914 die Kurve ebensowenig den Tiefstand vom März des Vorjahres erreicht wie die hohen Werte im Jahresanfang. Im April wiederholt sich das Ansteigen der Kurve, im Anfang des Mai das Auftreten der ersten Geschlechtstiere, nur daß kalte nasse Tage die Entwicklung zur Vollreife sehr behinderten, so daß erst Mitte Juni 12- und 13zählige Würmer beobachtet wurden.

Soweit meine Beobachtungen über den Jahreszyklus. Ich lasse eine Zusammenstellung der Beobachtungsergebnisse folgen mit Angabe des prozentualen Auftretens der verschiedenen Werte von n in den einzelnen Fängen (Tabelle II) (s. S. 161).

b) *Nais variabilis* PIGUET und einzelne andere Arten.

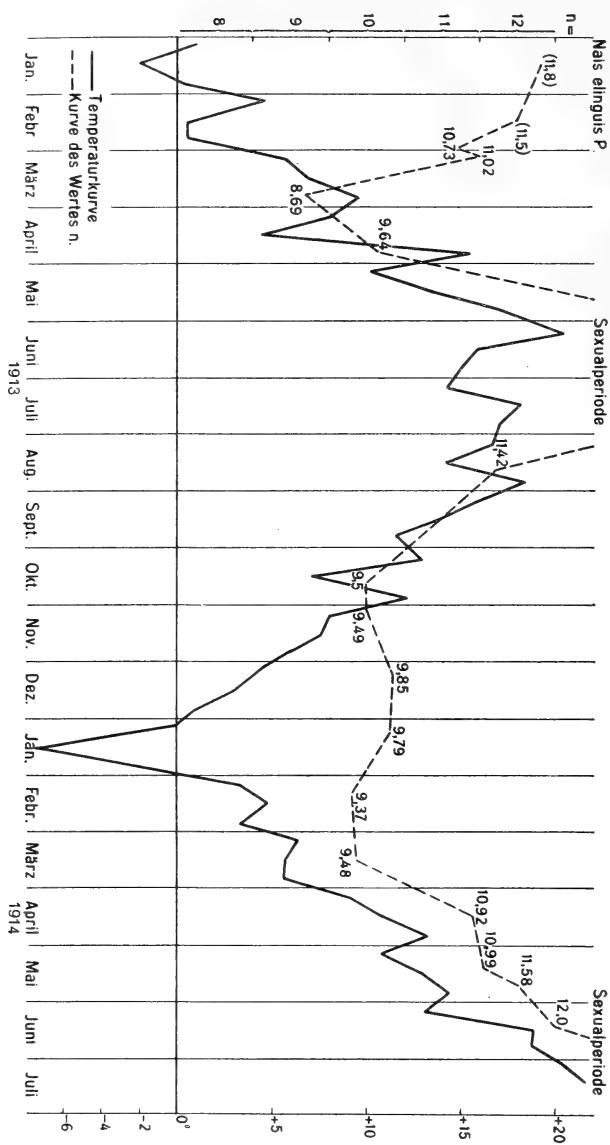
A. Beobachtungen.

Zur Ergänzung schließe ich hier die Beobachtungen an *N. variabilis* in der Zeit von Okt. 1919 bis April 1920 an. Sie sind graphisch dargestellt in der Kurve Ib und gleichen in hohem Maße denen an *N. elinguis*.

Fundorte waren der Teich im Zoologischen Institut Würzburg und ein Tümpel bei Randersacker. Beide stellen etwa die gleiche Biocönose dar, wie auch der Charakter der Umgebung der gleiche ist: Buschumstandene Teiche im Kalkboden, mit Wasserzufluß, deren Wasserspiegel mit *Lemna* bedeckt ist.

Beim Studium der Tabelle I möchte ich besonders auf die große Ähnlichkeit der Kurven Jan. bis März 1913 und Jan. bis März 1920 hinweisen, muß mir aber an dieser Stelle versagen, auf die aus der Tabelle ersichtlichen Tatsachen einzugehen, da sie erst zusammen mit den Ergebnissen der Versuche an *N. variabilis* besprochen werden sollen.

Tabelle Ia.



Nur etwas muß jetzt noch betont werden. Die Extreme der Zonenlage (Minimum im März, Maxima im Sommer und Winter) liegen so eigenartig, daß doch sofort Zweifel aufkommen, ob die Kurve der Bewegung von n überhaupt zur Temperatur in Beziehung gebracht werden kann. Und selbst wenn wir die von der Sexualität bestimmten Beobachtungsmonate (Ende April bis Aug.) ausschalten, läßt sich der Teilungsvorgang als Funktion der Temperatur nicht verstehen. Wie ich weiter unten nachweisen werde, muß dieser Vorgang in mehrere Komponenten zerlegt werden, deren jede von verschiedenen Einflüssen ausschlaggebend beeinflußt wird. Dieser Nachweis konnte nur durch Experimente erbracht werden, zu deren Besprechung ich nunmehr übergehe.

B. Versuche und Besprechung der Ergebnisse.

Die Experimente mit *Nais variabilis* werden auch auf alle Fragen Antwort geben, die bei Besprechung der Versuche an *Nais elinguis* und der Beobachtungen in der freien Natur auftauchten. Um platzraubenden Wiederholungen vorzubeugen, werde ich nicht aus den einzelnen Befunden das Resultat ableiten, sondern das Ergebnis gewissermaßen als These hinstellen und den Nachweis für seine Richtigkeit aus allen Teilen meiner Arbeit heranziehen.

Als allgemeine Ergebnisse dieser Arbeit sind zu verzeichnen:

1. Die Lage der Teilungszone ist abhängig von der vorhandenen Nahrung.
2. Die Teilungsintensität ist abhängig von der Temperatur.
3. Beide Vorgänge sind abhängig vom Alter des Tieres.
4. Mit dem Beginn der Sexualität verschwinden alle Teilungsvorgänge, nach ihrem Erlöschen treten sie wieder auf.
5. Das Ausmaß der Reservestoffbildung wird bestimmt von dem Auftreten Teilung und Sexualität hemmender oder wenigstens verzögernder Faktoren.
6. Dem zunehmenden Alter gehen tiefgreifende Veränderungen des Chloragogens parallel.

1. Bei der schematischen Darstellung des Teilungsverlaufs war gesagt worden, daß die Zone das Ausgangstier halbiert. Genauer gesagt, besteht für jede Art ein mittlerer Bezirk am Zoid, innerhalb dessen eine Zone auftreten kann. Dieser Bezirk wird durch die Segmentnummer n bezeichnet. PIGUET (1906) gibt für n eine als Artcharakter konstante Lage und Größe an. Die Grenzen des Bezirkes sind

nach meinen Erfahrungen aber nicht streng festgelegt. Ich konnte bei *Nais variabilis* neben normaler Variationsbreite von 8—18, bei alternden und ungünstigen Bedingungen ausgesetzten Würmern feststellen, daß die Zone hinter dem 20., in einem anderen Falle sogar hinter dem 24. Segment lag. Von diesen Ausnahmen abgesehen variiert n in der Weise, daß in einer Population die weniger zahlreichen extremen Werte sich um einen Mittelwert gruppieren, graphisch darstellbar als eingipfelige Variationskurve, deren Gipfel unter dem Einfluß der Ernährung verschoben wird. Aus meinen Zuchten will ich nur einen Beleg dafür in der Tabelle III wiedergeben.

Die mannigfaltigen Versuche zur Feststellung des geeigneten Futters für die Naiden haben mich schließlich darauf geführt, die Bakterienüberzüge von Blätterinfusionen zur Fütterung zu verwenden; diese gediehen aber in dem kalkärmeren Mainwasser besser als in dem aus der Wasserleitung stammenden Aquariumwasser des Zoologischen Instituts. Das veranlaßte mich aus dem Buntsandsteingebiet am Nordrand der Fränkischen Platte das Futter zu holen. In diesen Aufgüssen mit filzartigen Bakterienüberzügen waren Kulturen von *Colpidium* vorherrschend. Nun beobachtete ich, daß mit dem allmählichen Verschwinden dieser Protozoen auch der Zustand der Naiden sich änderte, so daß es klar war, daß das beiden gemeinsame Futter, nämlich die Bakterienflora, sich veränderte. Weitere Beobachtung des Futters, das hauptsächlich aus *Bacillus subtilis* bestand, ergab bei Endosporenbildung dieser Bakterien Verlängerung der Zooide. Maßnahmen, die eine Anreicherung von Schwefelwasserstoff verhinderten, boten den Bakterien Lebensmöglichkeiten und machten sich bei den Protozoen ebenso wie bei den Naiden bemerkbar. Später konnte ich die Naiden in gleichmäßiger Teilung halten, wenn ich in bestimmten Zeitabständen angesetzte Aufgüsse zur Fütterung verwendete. Die Temperatur der Zuchten war immer die gleiche, etwa 20° C.

Betrachten wir nun die Tabelle III. Sie stellt die Wärmekultur N dar. Ihre senkrechten Reihen geben das Verhalten der Einzelindividuen für die Dauer der Beobachtung an, die wagrechten stellen die Werte von n für die einzelnen Versuchstiere am Tage der Beobachtung dar. Der Durchschnittswert von n für diese Tage ist in der senkrechten Spalte am weitesten rechts eingetragen. Das Ausgangstier hat 16 Rückenborstensegmente. (Ich schreibe 16?, um anzudeuten, daß das Hinterzooïd im Wert n noch fraglich ist; ?? bedeutet das Fehlen jeder Zone.) Als wichtigste Tatsachen sind

festzustellen, daß n im Individualleben des Wurmes veränderlich ist und daß kurz vor dem Absterben der Zucht fast bei allen Tieren die Zone schwindet. Sehen wir uns die Tabelle genauer an, so gewahren wir, daß die Zooide, die zuerst abgetrennt wurden, verhältnismäßig viel länger leben als die später selbständig gewordenen, die vielfach ohne Zone sich abtrennen, diese allerdings manchmal noch hinterher anlegen. Die ganze Zucht endigt damit, daß sämtliche Würmer die Zone verlieren und bald darauf eingehen. Parallelzuchten verhielten sich ebenso. Durch Raumangel war ich gezwungen, einen Teil der Zuchttiere sofort nach Abtrennung auszuscheiden (Zeichen \times). Das schnelle Absterben ist, wie oben auseinander gesetzt wurde, auf Depressionerscheinungen bei den Futterbakterien zurückzuführen, verbunden mit der Wirkung hoher Temperatur. Derselbe Grund muß aber auch für die Veränderungen der Zonenlage angegeben werden. Man betrachte die Mittelwerte der Tabelle III: Zunächst eine Verkürzung der Zooide, Hand in Hand damit eine Anreicherung der Bakterienflora, die aber bald wieder nachläßt. Zwischen 3. und 9./12. wurde Futterwechsel vorgenommen, da der erste Aufguß nicht mehr brauchbar war; gleichzeitig setzt das Absterben der Zuchttiere aus und es treten wiederum Teilungsvorgänge auf. Wie sich später herausstellte war auch der zweite (Stroh)-Aufguß nicht lange brauchbar.

Am schlagendsten läßt sich wohl das Fehlen jedes Temperatureinflusses demonstrieren durch Gegenüberstellung dreier Zuchten, die, zur selben Zeit angesetzt, bei gleichem Futter aber verschiedener Temperatur doch das gleiche Verhalten der Zone zeigen:

Tabelle IV.

Datum	Zucht E +20° C.	Datum	Zucht Ek +5° C.	Datum	Zucht N +20° C.
21./10.	15,0	21./10.	15,0	—	—
2./11.	15,0	3./11.	15,0	4./11.	16,0
6./11.	15,5	6./11.	15,0	8./11.	15,5
11./11.	15,5	11./11.	15,0	14./11.	14,6
17./11.	15,0	15./11.	15,0	17./11.	14,7
25./11.	15,0	25./11.	15,0	26./11.	14,6
2./12.	14,8	4./12.	15,0	3./12.	14,7
9./12.	14,0	10./12.	??	9./12.	15,2
16./12.	15,0	12./12.	15,0	15./12.	15,0
22./12.	18,0	17./12.	15,0	22./12.	??
29./12.	+	22./12.	??	29./12.	??
2./1.	—	2./1.	14,0	—	—
15./1.	—	15./1.	14,0	—	—
28./1.	—	28./1.	??	—	—

Besonders auffällig sind die starken Schwankungen von n zurzeit des obenerwähnten Futterwechsels. Die Zucht E_k ist niemals über eine Kette von zwei Zooiden hinausgekommen, Zoneneinschmelzung und Zonenbildung wechselten je nach dem Futterzustand. Das Vorücken der Zone im Januar 1920 ist die Folge der Fütterung mit einem neuen Laubaufguß Ende Dezember 1919. Auch muß berücksichtigt werden, daß infolge tiefer Temperatur bei dieser Zucht alle Vorgänge langsamer verlaufen. Neben dieser wichtigsten Erscheinung in dem Verlauf der ungeschlechtlichen Fortpflanzung müssen wir noch einiger anderer Tatsachen gedenken. Wir sahen aus Tabelle III, daß die älteren Würmer vor dem Absterben keine Zone aufweisen und daß die letzten Abkömmlinge der Ausgangstiere oft ohne Zone abgetrennt werden, die sie erst später oder gar nicht mehr anlegen. Der Übergang vom geteilten zum ungeteilten Wurm geschah meist nicht auf die Art, daß angelegte Zonen resorbiert wurden, sondern der Wurm wuchs, nachdem er das ausgebildete Zooid abgeschnürt hatte, in die Länge aus. Einige Fälle von Resorption habe ich auch feststellen können und zwar bei Zuchten, die in tiefer Temperatur gehalten wurden und bei sehr alten Würmern. Beide Fälle haben eine Verzögerung des Durchschnürevorgangs zur Folge. Den Übergang zum völligen Verschwinden der Zone bildet ihr Rücken an das caudale Ende des Zonendistrikts. Diesen Vorgang kann der Experimentator ganz besonders häufig beobachten, wenn er Naiden aus dem Freien in weniger günstige Bedingungen bringt. SCHUSTER (1915) berichtet von einer Beobachtung FR. SMITH's, dessen Zucht-tiere diese caudal gerichtete Verschiebung der Zone zeigten. Hier sind zweifellos ungünstige Ernährungsverhältnisse schuld. Auch im Freien findet man immer einzelne Würmer ohne Zone, vor allem im Winter, der Prozentsatz ist bei den einzelnen Naisarten recht verschieden, je nach ihren Ansprüchen, ist aber mindestens ebenso abhängig vom Fundort. Daß wir aber in einem Tümpel bei ein und derselben Art in einem bestimmten Zeitpunkt nicht einen konstanten Wert von n treffen, hat seinen Grund in den Einfluß des Alters der Würmer, eine Tatsache, die erst als dritte These behandelt werden soll.

Von dieser Erkenntnis aus: der überragenden Bedeutung der Nahrungsmenge für die Lage der Teilungszone, versteht man gewisse Erscheinungen im Jahreszyklus der Naiden überhaupt erst richtig. Tabelle I gewinnt jetzt einen ganz anderen Sinn: die Temperaturkurve hat darin überhaupt keine Berechtigung. Die Maximalwerte von n im Winter und bei Beginn der Sexualperiode

sind ein Ausdruck für Anwesenheit geringer Nährstoffe bzw. für Entzug der Nährstoffe für wichtigere Vorgänge (Geschlechtszellenbildung). Das regelmäßig auftretende Minimum im Frühjahr dagegen geht parallel mit der rapiden Zunahme der Detritusorganismen, eine zweite Periode solch massenhaften Auftretens läßt sich im September bis Oktober konstatieren. Ihr entspricht das zweite Minimum im Zyklus der Naiden, wenn auch das kurz vorher erfolgte Erlöschen der Geschlechtsperiode ebenfalls eine Verkürzung der Zooide mit sich bringt, beide Vorgänge also schwer auseinander zu halten sind. Deutlicher ist jedenfalls und zwar sehr übereinstimmend in den Beobachtungsjahren 1913 und 1920 das Abfallen der Kurve im März. In diesem Frühjahr 1920 war es mir ganz besonders gut möglich, die durchgreifenden Veränderungen am Wurm zu verfolgen, die die starke Vermehrung der Futterorganismen mit sich bringt und es sei mir gestattet, diese kurz zu schildern:

Während des Winters waren mir wenige Exemplare der *Nais variabilis* zu Gesicht gekommen: von mittlerer Größe, ihr Darm gefüllt mit schwärzlichem Detritus. Ein Fang vom 31./1. 1920 brachte sehr kräftige Tiere zutage, deren Darminhalt ebenfalls noch dunkel war. Zur Vollständigkeit möchte ich noch bemerken, daß doppelte Ketten vorhanden waren, die Hinterzooide zum Teil kurz, die Ketten voller Mesodermzellen, $n = 13-16$. Ein Fang vom 14./2. brachte die ersten 3fachen Ketten, viel Mesodermzellen, $n = 16$. Am 25./2. treten 4fache Ketten auf. Der Darminhalt schimmert gelblich-grün durch. Die Untersuchung lehrt, daß Grünalgen und Diatomeen das Futter darstellen. Der Wert n der Hinterzooide ist erheblich kleiner als der der Vorderzooide. Ein Fang vom 11./3. zeigt Werte von n von 8—13 und 16, alle Ketten voller Mesodermzellen. Der Darm ist prall gefüllt, nur 2fache Ketten, Hinterzooide kurz. Material vom 24./3. hat 4- und 5fache Ketten, riesige Tiere mit viel Mesodermzellen und gut gefüllten Darm, $n = 9-14$. Am 30./3. 6fache Ketten, weniger Mesodermzellen, kurze Hinterzooide, Darm voll, $n = 10-15$. 1./4. 20: 6fache Ketten, wenig Mesodermzellen, Darm gefüllt, $n = 9-14$.

Die Verkürzung der Zooide vollzog sich in diesen Monaten gewissermaßen vor meinen Augen. Aber nicht nur diese Veränderung bedingt der Futterreichtum im Frühling, auch die Ausmaße des einzelnen Wurmes ändern sich erheblich. Wechselt auch die Länge infolge der Teilungsvorgänge sehr, so bietet die Wurmbreite einen recht guten Größenmaßstab. Kräftige Würmer maßen 18—19 Teil-

striche, junge dagegen 10, im Winter maß man 7 und 8 Teile bei zurückgebliebenen Tieren. Nicht minder auffallend ist der Unterschied in den Zonen gut und schlecht genährter Naiden. Jene entwickeln in demselben Stadium bei gleicher Temperatur 3mal längere Zonen, als schlecht genährte Ketten. Die übrigen Angaben der obigen Aufstellung kann ich erst in den nächsten Abschnitten besprechen. Am Schluß dieses Abschnitts muß ich nochmals die Tatsache erwähnen, daß die Naiden bei Futtermangel die Zonenbildung einstellen. Nach der obigen Darstellung hätte es den Anschein erwecken können, als trete dieser Zustand nur kurz vor dem Tode des Individuums ein. Das ist keineswegs der Fall. Ich fand unter den freilebenden Würmern immer einige, die keine Zone hatten, vor allem im Winter; diese bei reichlichem Futter in höhere Temperatur gebracht, hatten nach wenigen Tagen Zonen angelegt. In einem Aquariumbecken des Würzburger Instituts fand ich verschiedene Naidomorphen: *Pristina longiseta*, *lutea* und eine *Dero*. Alle konnten auf dieselbe Weise zur Zonenbildung angeregt werden. Ein Glas mit *N. communis* und *variabilis*, die im Mai 1919 gefischt worden waren, zeigte im Winter 1919 nicht eine *Nais*-Kette. Auch diese Naiden konnte ich zur Teilung bringen: kein Zweifel, daß hier die mangelnde Nahrung den Teilungsvorgang zum Stillstand bringt. (Wohl auch das Längenwachstum am Hinterende, denn diese Würmer sind nie übermäßig lang.) Erst reichliches Futter und Wärme, um die Stoffwechselvorgänge zu beschleunigen, regten den Teilungsvorgang an. Über die Rolle der Temperatur ist wohl kein Zweifel möglich: Wärmekulturen, dem Absterben nahe, hielten sich bei niederer Temperatur erstaunlich lange, während in höhere Wärme-grade verbrachte Zuchten rapid „alterten“. Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß dieses Verhalten der Würmer sehr erhaltungsgemäß ist: Der Stoffverbrauch solcher Naiden ohne Teilungsvorgänge ist auf ein Mindestmaß herabgeschraubt und die Stoffwechselvorgänge verlaufen bei tiefer Temperatur sehr langsam. So existieren solche Würmer ohne wesentliche Alterserscheinungen unverhältnismäßig lange Zeit und in dieser Form überstehen sie wohl auch die ungünstige Jahreszeit.

2. Daß die Teilungsintensität im Teilungsprozeß von den Wachstumsvorgängen zu trennen ist und deshalb gesondert betrachtet werden muß, werde ich in den folgenden Zeilen nachweisen. PIGUET (1906) versteht unter „bourgeonnement“ beide Vorgänge und kommt

deshalb zu keinem klaren Verständnis der Kettenbildung. Er erklärt die Tatsache, daß mehrzählige Ketten im Winter zahlreicher sind als im Sommer, folgendermaßen: „dans la saison chaude, le bourgeonnement se ferait d'une manière plus précipitée, la majorité des chaînes se scindant alors qu'elles ne compteraient que 2 unités ou 3 unités. Il est possible aussi qu'il résulte du bourgeonnement estival intense une certaine fatigue se traduisant par une prédominance des petites chaînes“. In der ersten der beiden Erklärungen scheint mir der wichtigste Punkt, der Temperatureinfluß, nicht genügend betont zu werden, die zweite ist sicherlich falsch. PIGUET gibt an gleicher Stelle eine Liste, in der er den Prozentsatz vielzähliger Ketten bei mehreren Naidenarten im Winter und Sommer gegenüberstellt. Bei allen Arten, ausgenommen *Nais elinguis*, ist dieser Prozentsatz im Winter ungleich größer. Gerade diese Ausnahme bietet uns einen Fingerzeig: *N. elinguis* lebt auch im Sommer unter tiefen Temperaturen in schnell fließenden Bächen und schon diese Beobachtung müßte auf die Temperatur als den diese ganze Erscheinung beherrschenden Faktor hinführen.

Die ersten Beobachtungen in dieser Richtung machte ich bei meinen Wärmeversuchen mit *N. elinguis*. Eben in die höhere Temperatur gebracht, zerfielen die oft großen Ketten meist in 2fache. Futter konnte so schnell diese Veränderung nicht hervorrufen. Viel wichtiger ist aber, daß während der kältesten Jahreszeit bei *N. elinguis* die längsten Ketten auftreten bei größter Länge der Einzelzooide. Zuerst konnte den Beobachter diese Tatsache stutzig machen, denn bisher sah man ja in Kettenbildung einen regen Teilungsvorgang und was sollten dabei große Werte von n , die doch zweifellos auf mangelhafte Ernährung zurückzuführen sind? Die Lösung auch dieser Frage brachten meine Versuche mit *N. variabilis*, bei ganz gleichem Futter aber verschiedener Temperatur. Die Kälteversuche fielen dabei immer durch starke Kettenbildung auf, während entsprechende Wärmezuchten intensiv sich aufteilten. Zum Vergleich mit Tabelle III, deren Muttertier in der Beobachtungszeit 31 neue Zooide abtrennte, deren eine Menge noch vorzeitig aus der Zucht entfernt wurden, will ich die gleichzeitig angesetzte Zucht E_k anführen. Beide Ausgangstiere waren in Größe und Zonenbildung etwa gleich. E_k wurde im Keller gehalten, N bei $20^{\circ}C$: am 21./10. 1919 angesetzt ist die Zone bei E_k bis zum 4./12. sichtbar, dann schwindet sie, tritt bei besserer Ernährung noch zweimal auf, aber niemals kommt es zur Durchschnürung. Der Unterschied

der beiden Zuchten ist so in die Augen springend, daß nichts mehr hinzuzufügen wäre, nur könnte hier gefragt werden, weshalb es hier nicht zu einer mehrzähligen Kette gekommen ist. Natürlich ist gute Ernährung die Grundlage zur Bildung langer Ketten, denn mangelnde Nährstoffe lassen ja schließlich jede Zone am Wurme verschwinden; nun ist aber in meinen Zuchten während des Winters der Futterreichtum nie so groß gewesen, daß Überschüsse die Naiden zur Kettenbildung anregten. Wohl aber stand im Frühjahr geeignetes Futter zur Verfügung und 4- und 5fache Ketten waren keine Seltenheit als im April die Räume des Zoologischen Instituts nicht mehr geheizt wurden und die Temperatur auf durchschnittlich 10° C sank. Aber auch hier wurden aus den 4zähligen Ketten 2fache, wenn Qualität und Quantität des Futters nachließ und deshalb — so muß man wohl annehmen — das Längenwachstum im Teilungsprozeß nicht mehr schneller verlief als der zentripetale Durchschnürungsvorgang. Zum Schluß möchte ich nochmals die Aufmerksamkeit auf meine Beobachtungen in den Monaten Februar und März 1920 lenken, wie sie auf Seite 167 beschrieben wurden: Während des Februar war die Temperatur ziemlich konstant und die Kettenbildung blieb ungestört. Anfang März gab es sehr warme Tage (Maximum 14,7° C) und am 11./3. gab es in einem Fang nur 2fache Ketten. Später herrschten wieder tiefere Temperaturen, Nachfröste traten auf, und am 24./3. konstatiere ich wieder 4fache Ketten, Ende des Monats sogar 6fache Ketten bei *Nais variabilis* und *communis*. Am offensichtlichsten ist die ausschlaggebende Wirkung der Temperatur jedenfalls bei plötzlichen Temperaturänderungen. Nicht soll unterlassen werden darauf hinzuweisen, daß in dem Auftreten der längsten Ketten Unterschiede zwischen den beiden untersuchten Arten *N. elinguis* und *N. variabilis* bestehen. Bei jener Art finden wir sie im Januar bis Februar, bei dieser im März bis April. Wir wissen aber, daß *N. elinguis* an tiefere Temperaturen angepaßt ist als die übrigen *Nais*-Arten; es wird also in der Periode des starken Futterzuwachses *Nais elinguis* die kältere Zeit, *Nais variabilis* die wärmere Zeit zur Kettenbildung benutzen. Und dem ist auch wirklich so. Wenn für *N. variabilis* die Zeit der Kettenbildung kommt, müssen die großen Ketten der *N. elinguis* infolge des Ansteigens der Temperatur schon wieder zerfallen.

3. Das Bild der Reaktionsnorm der Naiden ist mit den beiden besprochenen Faktoren erst unvollständig gezeichnet. Als dritter

Faktor, der niemals außeracht zu lassen ist, ist das Lebensalter des Wurmes zu nennen. In erster Linie ist zu bemerken, daß über die Grenzen des Individuallebens der Naiden, besonders seinen Beginn, die Meinungen der Autoren weit auseinander gehen. Manche wollten nur die aus dem Ei entstandenen jungen Würmer als neu gelten lassen, mit ebensoviel Recht aber können ungeschlechtlich entstandene Würmer als junge Tiere angesprochen werden, soweit sich nur der Zeitpunkt ihrer Bildung genau bestimmen läßt und nachweislich sämtliche Segmente das gleiche Alter haben. Letztere Forderung wird, wie ich oben zeigte, bei *Nais* immer verwirklicht. Der Zeitpunkt der Entstehung neuer Zooide ist ebenfalls genau bestimmbar. Ich verweise nochmals auf Fig. A—C: Zooid III und IV, sowie alle folgenden sind offenbar aus embryonalem Gewebe entstanden. Da nun die weitaus häufigste Form der Naiden die 2fache Kette ist, muß jeder selbständige Wurm 2 Generationen vor seiner Isolierung aus embryonalem Gewebe entstanden sein. In der vorangegangenen Generation war er Hinterzooid, in der dieser vorausgehenden bildete er sich aus einer Zone. In mehrzähliger Kette werden die Teilungsvorgänge nur verzögert. Mit anderen Worten: in einer Kette werden neu entstandene Zooide nach zwei Durchschnürungen zu selbständigen Mutterzooiden.

Wann hat nun ein Wurm für erwachsen zu gelten? Diese Frage ist schwer zu beantworten. In der Naidenliteratur tritt zu wiederholten Malen die Behauptung auf, daß nur erwachsene Würmer geschlechtsreif werden, die Sexualität also das Zeichen für Ausgewachsenensein sein soll. Das ist bestimmt eine irrige Ansicht, denn bei der kurzen Dauer des Individuallebens der Naiden kommt nur der in den Sommermonaten vorhandene Teil der Zooide zur Geschlechtszellenbildung, aber in dieser Zeit jüngere und ältere Individuen in gleicher Weise. Da nun äußere Bedingungen die Geschlechtlichkeit verzögern und wohl auch unterdrücken können, so scheint mir die Sexualperiode als solche Zeitbestimmung völlig ungeeignet. Außerdem beobachtete ich *N. elinguis* noch mit Resten der Geschlechtsorgane im Zustand beginnender Teilung, so daß also auch das Erlöschen der Teilungsvorgänge bei Beginn der Geschlechtsperiode den gesuchten Zeitpunkt nicht darstellt. Betrachten wir die Gesamtheit der Teilungsvorgänge, so verlaufen sie bei normalen äußeren Bedingungen so stetig, daß nirgends ein Anzeichen von einer Altersstufe sichtbar wird. Es bleiben also nur Anfang und Ende des Individuallebens eines Zooids für solche Zeitpunktsbestimmungen

übrig. Entweder wir nehmen an, daß ein Wurm bei Anlage der ersten Zone erwachsen ist, ein so früher Zeitpunkt, daß bei ungeschlechtlich entstandenen Zooiden eine derartige Abgrenzung der Jugendperiode überflüssig erscheint, oder aber man erklärt die Würmer für erwachsen, die aufhören Zonen anzulegen, und das ist, abgesehen von vorübergehenden Einstellungen der Teilungstätigkeit, kurz vor dem Absterben des Wurmes der Fall. Die Frage muß also wohl offen bleiben. Ebenso unbestimmt kann nur auf die Frage nach der Lebensdauer des Zooids geantwortet werden. Wir wissen, daß der Ablauf der Lebensprozesse bei niederen Tieren von inneren und äußeren Faktoren, unter diesen letzteren vor allem von Temperatur und der Nahrung abhängig ist und es lassen sich deshalb keine Zahlenwerte für die Lebensdauer einer Naide angeben. In meinen Zuchten hatten die im Winter gehaltenen Wärmekulturen die kürzeste Lebensdauer, weil sie in Temperaturen über dem Optimum gehalten wurden bei durchschnittlich nicht übernormaler Futtermenge. Ich möchte an dieser Stelle nochmals betonen, daß die Zucht N der Tabellen III und IV kein normales Ende gefunden hat, sondern gerade bei dieser Zucht die Abhängigkeit von den Futterorganismen, die sich in einem Depressionsstadium befanden, nachgewiesen werden kann; daß dieser wie allen anderen Zuchten für die relative Dauer des Lebens Beweiskraft zukommt, ist selbstverständlich: E_k zeigt zur Genüge die lebensverlängernde Wirkung tiefer Temperaturen.

Sind die Antworten auf diese allgemeinen Fragen zum Teil recht unbefriedigend, so soll nun noch mit Aussicht auf mehr Erfolg die Frage erörtert werden, in welcher Weise das verschiedene Alter der Zooide erkannt und bis zu einem gewissen Grade bestimmt werden kann. Da ist in erster Linie die verschiedene Färbung des Chloragogens zu nennen. Bei neugebildeten Zooiden von *N. variabilis* ist der Chloragogenbezug des Darmes gelbbraun, mit zunehmendem Alter dunkelt er immer mehr und ist schließlich schwarzbraun. Diese letztere Färbung nahmen Wärmekulturen und Versuchstiere, die operativen Eingriffen ausgesetzt waren, bedeutend schneller an; im Winter waren solche Tiere auch öfter im Freien zu finden als im Frühjahr und *N. variabilis* neigte mehr zu dieser Verdunkelung des Chloragogens als die im kalten Wasser lebende *N. elinguis*. Immerhin sind Naiden mit ausgeprägten Alterserscheinungen in der freien Natur selten, weil alte und schwächliche Tiere sich stets verkriechen und auch aus den Zuchtgläsern waren solche Würmer schwer herauszuholen. Den Unterschied zwischen altem und jungem Chloragogen

zeigt Fig. D. Es handelt sich um einen Wurm, dessen hintere Hälfte bedeutend jünger ist, bei dem eine Zonenbildung entweder unterblieb oder die Zone resorbiert wurde. Beide Möglichkeiten wurden bei alten Naiden oft beobachtet und Tabelle III bietet Beispiele dafür. Fig. D gibt einen Hinweis auch auf die zweite Möglichkeit alte und junge Tiere zu unterscheiden. Das Wachstum gut genährter Muttertiere schreitet kontinuierlich fort, was besonders an der zunehmenden Breite der Segmente sichtbar wird; der Unterschied zwischen dem Muttertier und dem sich immer wieder abteilenden Hinterzooid wird immer größer und ich beobachtete bei alternden Tieren die Abnahme der Fähigkeit ihre Hinterzooide sich in den Ausmaßen anzugleichen (Fig. E). Wieweit dabei Nahrungs-

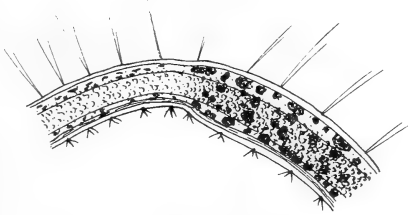


Fig. D.

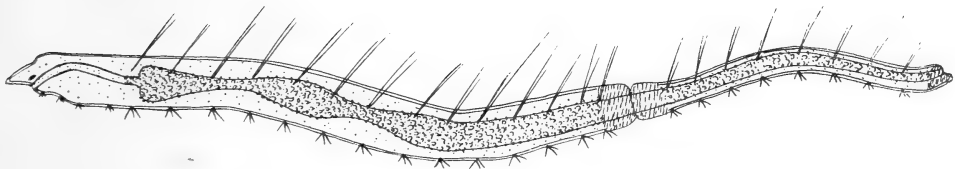


Fig. E.

mangel oder bei alten Würmern Verlust der Fähigkeit die aufgenommene Nahrung voll auszunutzen eine Rolle spielt, bleibe unerörtert. Die Tatsache, daß in meinen Zuchten alte Tiere oft den Darm prall mit Detritus gefüllt hatten ohne rege Wachstums- und Teilungstätigkeit, während junge schnell sich teilende Würmer nur wenig Darminhalt hatten, scheint in diese Richtung zu weisen. Zuletzt wäre noch festzustellen, daß auch in der Art des Teilungsvorgangs sich das Alter der Würmer ausspricht. Die Intensität der Teilung läßt im Alter sichtbar nach, wie ich bei Besprechung meiner Regenerationsversuche darlegen werde und ebenso zeigt sich in der Lage der Zone ein Einfluß des Alters, nämlich in ihrer caudalen Verschiebung. Es wäre auch sonst nicht zu verstehen,

daß in einer Naidenpopulation eines Tümpels die Werte von n sich um ein Mittel gruppieren. Die kleinsten Werte in ihrer Empfindlichkeit und die größten als Übergang zu den Würmern ohne jede Zone und als Alterserscheinung sind am wenigsten häufig. Auch das Längenwachstum der Zonen junger und alter Zooide ist durchaus verschieden bei völliger Übereinstimmung aller sonstigen Faktoren. Anhangsweise sei noch kurz darauf hingewiesen, daß gewisse Stadien eine größere Empfindlichkeit gegen schädigende Einflüsse an den Tag legen: Hier wären in erster Linie die Geschlechtstiere zu nennen. Geschlechtsreife Individuen von *N. elinguis* starben auch bei größter Vorsicht im Aquarium sehr schnell ab. Schon Sonnenbestrahlung und die damit verbundene Wärmeentwicklung konnte den Tod herbeiführen. Außerordentlich schädlich ist Zooiden mit den kleinsten Werten von n jegliche Verminderung der Nahrungsmenge, denn wir haben ja gesehen, daß diese kurzen Zooide nur bei sehr großem Nahrungsüberschuß entstehen. Es nimmt die Widerstandsfähigkeit gegen ungünstige Milieueinflüsse ganz außerordentlich mit der Zooidlänge zu und *N. variabilis* mit $n = 16$ war z. B. das günstigste Material für meine später mitzuteilenden Regenerationsversuche, während kurze Zooide häufig vor Bildung der Regenerate eingingen. Voraussetzung ist für solchen Vergleich natürlich gleichmäßig gute Ernährung wie überhaupt die Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei *Nais* nur richtig verstanden werden können unter gleichzeitiger Beobachtung der 3 Faktoren: Assimilation, Temperatur und Lebensalter.

Die 4., 5. und 6. der oben genannten Thesen behandelten mehr vorübergehend auftretende Erscheinungen in der Generationsfolge der Naiden.

4. Die Veränderungen, die das Auftreten der Sexualperiode in dem Ablauf der Teilungsvorgänge der Naiden hervorruft, wurden oben kurz gestreift und es lohnt sich darauf nochmals zurückzukommen. Tabelle I und II stellen uns diesen Einfluß als zooidverlängernd dar, bis zum völligen Schwund der Zone zur Zeit der Geschlechtsreife. Da am Ende dieser Periode mit dem Abbau der Sexualorgane die Zone wieder auftritt und in entgegengesetzter Richtung sich verändert, so gewinnt man den Eindruck, daß die Geschlechtsperiode tiefgreifende Änderungen mit längerer Vor- und Nachwirkung auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung ausübt. Das ist von den früheren Beobachtern der Naiden nicht klar erkannt

worden, sonst wäre es nicht möglich gewesen derart summarische Saisonwerte von n zu veröffentlichen, wie das FIGUET (1906) neben anderen getan hat. FIGUET gibt für n von *N. elinguis* an:

Warme Jahreszeit, 16,46, kalte Jahreszeit 14,63.

Das wäre nach meiner Bezeichnung, die 5 Kopfsegmente nicht zählt, 11,46 bzw. 9,63. Unter „Saison chaude“ versteht FIGUET die Monate Mai bis Oktober, unter „Saison froide“ November bis April. Gruppiere ich meine Beobachtungen an *N. elinguis* unter diesem Gesichtspunkt, so ergibt sich:

Tabelle V.

Mai 1913	12,00	} Mittel 11,31	Jan. 1913	ca. 11,50	} Mittel 9,62
Aug.	11,42		Febr.	ca. 10,85	
Okt.	9,50		März	9,85	
Mai 1914	11,63		April	9,64	
Juni	12,00		Nov.	9,49	
			Dez.	9,85	
			Jan. 1914	9,79	
			Febr.	9,37	
			März	9,38	

Wie man sieht stimmen die Angaben für die warme Jahreszeit gut, die für die kalte sogar sehr gut überein, wenn wir die unsicheren weil nur geschätzten Angaben für Januar und Februar 1913 ausschalten. FIGUET gelangt mit dieser Gruppierung seiner Beobachtungen zu einer falschen Auffassung, und ebenso kommt SCHUSTER (1915) zu Resultaten, die den meinen entgegengesetzt sind. Er stellt die Mittelwerte von n in einer Kurve dar, deren Scheitel in den Sommermonaten liegt und folgert daraus die direkte Abhängigkeit der Zahl n von der Temperatur. Die Tabellen, die SCHUSTER dazu veröffentlicht, müssen mit Vorsicht aufgenommen werden, da nach seinen Angaben die einzelnen Werte verschiedenen Fundorten entstammen, also wie aus meinen früheren Darlegungen ersichtlich, gar nicht miteinander verglichen werden können. FIGUET sowohl wie SCHUSTER erwähnen mit keinem Wort die Sexualperiode und ihren möglichen Einfluß, obwohl schon SEMPER auf diese Tatsache hinwies. Diese beiden Autoren haben aber auch nie der Sexualperiode als einer allgemeinen Erscheinung im Jahreszyklus einer *Nais* gedacht, sondern berichten nur von der Anwesenheit geschlechtsreifer Würmer neben solchen mit Teilungszonen. Eine Beobachtung der Übergangsstadien sich teilender Naiden zu geschlechtsreifen und umgekehrt solcher zu Würmern, die nach Resorption der Geschlechtsorgane wiederum Teilungszonen anlegen, hätten die

früheren Beobachter von der Anfechtbarkeit ihrer Schlüsse überzeugen müssen. Dagegen haben meine Beobachtungen an *N. elinguis* wohl erwiesen, daß die Sexualität nicht nur bei einzelnen Würmern während der Sommermonate auftritt, sondern zu manchen Zeiten überhaupt nur geschlechtsreife Würmer vorhanden sind, die durch die Geschlechtlichkeit verursachten Bewirkungen aber die gesamte Population einer *Nais*-Art in einem Lebensraum Änderungen unterwerfen, die sich am deutlichsten in der oben geschilderten Lageverschiebung der Teilungszone äußern. In welcher Weise diese Vorgänge zu verstehen sind, wird erst klar werden, wenn wir versuchen werden, alle Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu betrachten.

5. Zur Abrundung des Gesamtbildes fehlt aber noch die Besprechung zweier Erscheinungen, die, weil sie sich auf die gleiche Gewebegruppe beziehen, zusammen gehören: die Speicherung von Reservestoffen und ihre Beziehung zu den Teilungsvorgängen sowie die Veränderungen im Chloragogen in der Generationsfolge. Bei allen meinen Naidenfängen konnte ich zu den verschiedenen Zeiten eine recht wechselnde Ausfüllung der Leibeshöhle mit Lymphocyten feststellen. Besonders auffällig war die Erscheinung bei *N. elinguis*. Im Winter gesammelte Würmer dieser Art waren voll von zelligen Gebilden, die VEJDOVSKÝ (1884) Mesodermzellen genannt hat, die man jetzt mit ROSA Eleocyten nennen muß. Von einer Leibeshöhle war nichts mehr zu bemerken und der Wurm hatte ein schwärzliches Aussehen bekommen. Während der 2 Beobachtungsjahre 1913 und 1914 stellte ich massenhaftes Auftreten dieser Mesodermzellen in Zeiten fest, in denen n hohe Werte zeigte, also vor allem im Januar und Februar. Zur Zeit der beginnenden Geschlechtsreife fand ich die Zellen nur spärlich. Das stimmt mit dem Befunde VEJDOVSKÝ's überein, der Mesodermzellen bei ungeschlechtlich sich vermehrenden Naiden ungleich zahlreicher vorfand als in der Geschlechtsperiode. Einer auffälligen Ausnahme von dieser Regel muß ich aber besonders gedenken: Nachdem im Anfang des Mai 1914 Geschlechtstiere in überwiegender Menge festgestellt wurden, brachte die 2. Hälfte des Monats vorwiegend nasse kalte Tage. Ein Fang von 16./5. 1914 brachte Würmer zum Vorschein, die zum Teil wenigstens die volle Länge geschlechtsreifer Tiere hatten, aber keine Geschlechtsorgane aufwiesen, dagegen voller Eleocyten waren. Auch hier erschienen diese Zellen also wieder als Begleiter tieferer Temperaturen.

Meine Experimente mit *N. variabilis* klärten diese Erscheinungen auf: Zur Feststellung der Temperatureinflüsse wurden Zuchttiere unter sonst gleichen Bedingungen, vor allem bei guter Ernährung, in hohen ($+20^{\circ}\text{C}$) und tiefen Temperaturen (ca. $+5^{\circ}\text{C}$) gehalten. Ein Vergleich zweier solcher Versuchstiere bietet folgendes Resultat: Während die Wärmekultur zahlreiche Teilungsprozesse zur Folge hatte, blieb der Wurm des Kälteversuchs ungeteilt. Betrachten wir den Wurm nach 52 Tagen (Fig. F), so fällt uns vor allem der anscheinend geschwollene Zustand des Darmrohres in der Gegend seiner größten Differenzierung (Ösophagus und Magen) auf. Von einer Leibeshöhle ist nichts mehr zu bemerken. Man konstatiert hier

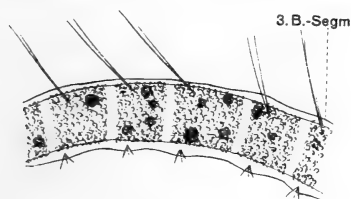


Fig. F.

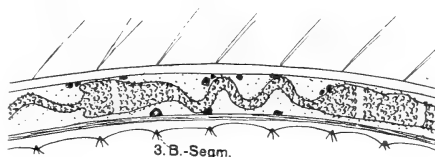


Fig. G.

allerdings, daß es nicht freiflottierende Zellen sind, die die Leibeshöhle ausfüllen, sondern daß auch der peritoneale Darmüberzug eine enorme Verdickung erfahren hat, wodurch die freibeweglichen Eleocyten auf einen kleinen Raum zusammengedrängt bei Beobachtung des lebenden Wurmes den Eindruck einer hin- und herflutenden Masse erwecken. Wir können feststellen, daß sowohl das Chloragogenewebe eine Schwellung erfährt (Speicherfunktion), als auch daß die Zahl der freiflottierenden Eleocyten zugenommen hat. Beide Substanzen füllen die Leibeshöhle des Wurmes fast völlig aus. Zum Vergleich führe ich in Fig. G einen Wurm der entsprechenden Wärmekultur vor, der den Unterschied der Ausmaße des Darmrohres schlagend vor Augen führt. Im Verlaufe meiner Zuchten sowie bei Beobachtung der *N. variabilis* im Frühjahr 1920 im Freien konnte ich immer wieder dieselbe Beobachtung machen: treffen sehr gute Nahrungsverhältnisse mit tiefer Temperatur zusammen, so erfolgt Reservestoffbildung mit gleichzeitiger Vermehrung der in der Leibeshöhle flottierenden zelligen Gebilde. Fig. 1 der Tafel zeigt einen Querschnitt, der die eben erörterten Verhältnisse illustriert. Diese *Nais* entstammt einem Fang vom 1./4. 1920.

Seit VEJDOVSKÝ haben sich die verschiedensten Autoren mit der

morphologischen Unterscheidung und der physiologischen Bedeutung des Chloragogens und der zelligen Gebilde mesodermalen Ursprungs beschäftigt. KÜKENTHAL (1885), G. SCHNEIDER (1896) und CUÉNOT (1898) haben neben der excretorischen Tätigkeit diesen Gebilden schon eine speichernde Tätigkeit zugesprochen. In neuester Zeit hat ROSA (1896 u. 1903) diese ganze Literatur gesichtet und neben einer Klassifikation der Lymphocyten (1896) die sowohl excretorische wie aufspeichernde Tätigkeit des Chloragogens betont. Diese letztere Tatsache scheint mir auch durch meine Beobachtungen bestätigt zu werden. Wie schon oben erwähnt, müssen die massenhaft im Cölom auftretenden zelligen Gebilde der Naiden nach ROSA's Einteilung als Eleocyten angesehen werden. Sie herrschen bei Beobachtung des lebenden Wurmes unbedingt vor. Bei fixierten Exemplaren ist man allerdings erstaunt, wie wenig von diesen Eleocyten man im einzelnen Schnitt wiederfindet. Nach ROSA werden eine große Menge bei Belästigungen des Wurmes durch die Rückenporen herausgedrückt. Die Schwellung des Chloragogen Gewebes ist jedenfalls ein besseres Kennzeichen von Überfluß an Speicherstoffen. So kommt es, daß im fixierten Material häufig Zellen vorherrschen, die durch ihr Aussehen sich sofort als losgetrennte Chloragogenzellen zu erkennen geben. ROSA leugnet entschieden eine regelmäßige Trennung solcher Chloragogenbestandteile, mir scheint indessen möglich, daß durch die Vergrößerung des Chloragogens bei der vermehrten Eleocytenbildung vielleicht aus mechanischen Ursachen eine vermehrte Abtrennung von Chloragocyten stattfindet. Jedenfalls ist über diese Frage noch nicht das letzte Wort gesprochen. Hier sollte nur auf die Veränderungen im Chloragogen Gewebe bei durch tiefe Temperatur unterdrückten Teilungsvorgängen als zu dem Erscheinungskreis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gehörig hingewiesen werden.

6. Ebenfalls an das Chloragogen geknüpft ist auch eine letzte Gruppe von Vorgängen, denen ich mich jetzt zuwenden möchte. Schon weiter oben ist bei Besprechung der Alterserscheinungen der Naiden berichtet worden, daß in der Leibeshöhle solcher Würmer schwarze, größere und kleinere Konglomerate auftreten, und Fig. D gibt ein gutes Bild von dem Gegensatz zwischen einem alten und einem jungen Zooid einer Kette. Untersucht man den Chloragogenbezug lebender Würmer unter stärkerer Vergrößerung, so erweckt es den Eindruck als sei dieser Bezug nicht intakt, es fehlen anscheinend Stücke daraus (Fig. H). Dies fand sich am häufigsten

in der Gegend des Ösophagus, dort stellte ich auch immer die größte Zahl solcher Konglomerate fest. Sie nahmen nach hinten zu sichtlich ab und lagen in der Leibeshöhle gewöhnlich um die Borstenfollikel, die Segmentalorgane und an den Dissepimenten (Fig. J). Bei der Suche in der Literatur nach Erwähnung dieser Erscheinungen stieß ich zuerst auf die Bemerkung KÜKENTHAL'S (1885), daß das Endprodukt der Chloragogenzellen ein schwärzlicher Detritus sei, der durch die Segmentalorgane nach außen geschafft wird. CUÉNOT (1898) berichtet, daß die Ablösung des Chloragogens periodisch erfolgt; zwischen 2 solcher Ablösungen verstreichen etwa 3 Monate, das abgelöste Chloragogen wird in 2—3 Monaten ausgeschieden. Und zwar soll die Ausscheidung teils durch die Amöbocyten, teils durch einen mittleren Teil der Nephridien erfolgen.

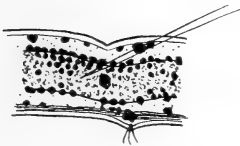


Fig. H.

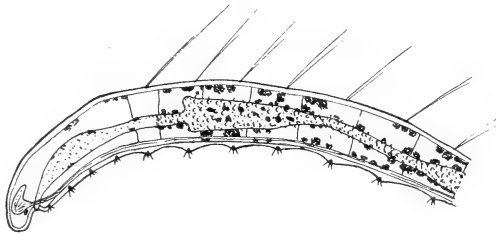


Fig. J.

ROSA (1903) bestreitet entschieden einen regulären Zerfall und eine entsprechende Erneuerung der Chloragocyten und schreibt das Vorkommen von losgetrennten Chloragogenzellen in den meisten Fällen der Behandlung zu. Er zitiert aber eine Arbeit von WILLEM und MINNE (1903), in der eine andere Meinung zum Ausdruck kommt. Diese Autoren beobachteten abgerissene Chloragocyten in der Leibeshöhle und ihre Aufhäufung soll progressiv mit dem Alter wachsen, während eine entsprechende Neubildung fehlt. In neuester Zeit ist JOSEPH (1910) nochmals auf diese Frage zu sprechen gekommen. Am Ende seiner Arbeit über die Amöbocyten von *Lumbricus* berichtet er über das Schicksal der Chloragogenzellen. Er sah größere Pakete abgelöster Chloragogenzellen, und er nimmt an, daß sie durch die Bewegung des Wurmes abgerissen wurden. Diese Chloragogenfetzen runden sich ab und sollen eine gewisse Veränderung ihrer Einschlüsse durchmachen. Über das weitere Schicksal dieser Gebilde sagt JOSEPH nichts aus. Diesen Angaben älterer Forscher möchte ich meine Beobachtungen gegenüberstellen. Nach den Be-

funden am lebenden Wurm schien es mir, daß ein Abreißen von Chloragogenzellen stattfindet. Daß man es am häufigsten in der Gegend des Ösophagus findet, spricht vielleicht für die Ansicht JOSEPH's, daß Bewegung des Wurmes die Ursache ist, denn der Kopfteil und die vorderen Rumpfsegmente einer *Nais* führen die heftigsten Bewegungen aus. Um diese Frage klarzustellen, führe ich 2 Querschnitte durch einen Wurm an, der die Chloragogenzellenlösung in hohem Maße zeigte. Der eine Querschnitt, Fig. 2, stammt aus der vorderen Hälfte, der andere, Fig. 3, aus der hinteren. In Fig. 2 sehen wir die Zellkonglomerate in der Leibeshöhle liegen, getrennt vom Darm, der Stellen ohne jeden Chloragogenbezug aufweist. Fig. 3 dagegen zeigt ein sehr reguläres Verhalten, einen kontinuierlichen prall mit Chloragosomen gefüllten Chloragogenbezug. Diese mit Safranin-Lichtgrün gefärbten Präparate geben allerdings keinen genauen Einblick in die Vorbereitung solcher Lostrennung. Das scheinen mir aber Präparate wie Fig. 4 u. 5 zu tun. Hier sehen wir wie Teile des Chloragogens in Ballen in der Leibeshöhle liegen und wie das übrige Chloragogengewebe sich von seiner Unterlage abhebt, teilweise nur noch in schmalen Ausläufern mit ihr in Verbindung steht. Die gleiche Erscheinung, wenn auch nicht so ausgeprägt, finden wir bei *N. elinguis* wieder, wie uns Fig. 6 zeigt. Die Fig. 7 u. 8 bringen Schnitte durch dieselbe *Nais*-Art. Hier wird die Ablösung von Chloragogenteilen recht deutlich. Ich will allerdings nicht entscheiden, ob die Mehrzahl der freien Zellen der Fig. 8 nicht Eleocyten sind, deren Veränderlichkeit durch den Fixierungsprozeß ROSA in seiner Lymphocytenarbeit ausdrücklich betont. Die Hauptfrage dieses Abschnitts ist aber die nach der physiologischen Bedeutung dieser Beobachtungen. Ich kann die Behauptung von WILLEM u. MINNE nur bestätigen, daß mit dem Alter auch eine Anhäufung dieser Chloragocyten stattfindet. Besonders meine Wärmekulturen boten dafür gutes Beobachtungsmaterial. Viele Zuchttiere, die ich bis zum Absterben beobachtete, fand ich wie mit schwarzen Querstreifen besetzt, ein Eindruck, der dadurch hervorgerufen wurde, daß die Chloragogenfetzen sich an den Dissepimenten ansammelten. Den Verdacht, daß es zu solchen Erscheinungen infolge abnormer Bedingungen gekommen sei, kann ich zerstreuen durch die Mitteilung, daß auch bei meinen Fängen immer ein gewisser Prozentsatz der Würmer solche Zellkonglomerate beherbergte. Daß ich extreme Fälle nicht beobachtete findet wohl darin seine Erklärung, daß absterbende Würmer sich im Detritus verkriechen. Ich möchte also meine

Meinung dahin zusammenfassen, daß der Zerfall des Chloragogen-
gewebes bei den von mir untersuchten Naiden zu einer Anhäufung
solcher Chloragogenteile in der Leibeshöhle führt, die schließlich
nicht beseitigt werden kann und für die ein Ersatz durch Neubildung
im Chloragogenbezug in einem vorgerückten Alter nicht mehr statt-
findet. Die Entwicklung des Chloragogens macht den Eindruck
einer Nekrobiose, wie schon JOSEPH angab. Es können also die
Erscheinungen mit Recht als Alterserscheinungen angesehen werden.
Über die Ursachen dieses Zerfalls, ob die Aufhäufung der Chlo-
ragogenteile durch ein Nachlassen der excretorischen Funktion der
Nephridien verursacht wird und ob der Tod des Individuums immer
eine notwendige Folge dieser Vorgänge ist, oder ob zwischen beiden
überhaupt keine Beziehungen bestehen, darüber können wir einst-
weilen nur Vermutungen äußern. In dieser Beziehung ist be-
merkenswert die Beobachtung, daß alte Zuchttiere immer mit voll-
gefülltem Darm angetroffen wurden, dessen Inhalt wenig durch
Verdauung verändert war. Das Darmepithel solcher alter Würmer
war auffälligerweise außerordentlich niedrig. Vielleicht setzen
schon an dieser Stelle des Organismus die Schädigungen ein, die
die eben besprochenen Veränderungen zur Folge haben.

II. Wirkung regenerativer Vorgänge auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Es war in einem der vorangehenden Kapitel davon die Rede
gewesen, daß die Geschlechtsperiode einen bedeutenden Einfluß auf
den Verlauf der Teilungsvorgänge hat. Daher lag nahe zu ver-
muten, daß auch andere Bildungsprozesse die Teilung beeinflussen.
Um dieser Frage nachzuspüren schienen Regenerationsversuche das
geeignete Material liefern zu können. Die Naiden sind schon recht
häufig Gegenstand solcher Untersuchungen gewesen, natürliche und
künstliche Teilung ist bei ihnen vielfach untersucht worden, zuletzt
von ABEL (1903), dessen Arbeit einen guten Überblick über die
ganze Frage bietet. Wurde bisher die natürliche Teilung für sich
betrachtet und die künstliche an Würmern ohne Zone beobachtet,
so soll hier versucht werden die gegenseitigen Einflüsse natürlicher
und künstlicher Regenerationsvorgänge an einem Wurm fest-
zustellen. So stellen sich diese Untersuchungen ebenfalls als ein
Teil der Hauptfrage nach den Ursachen der Änderungen im
Teilungsverlauf dar.

Ich muß vorausschicken, daß die Versuche nur bei Fütterung der Versuchstiere zum Ziele führten. Damit ist ein schwer berechenbarer Faktor in Rechnung zu stellen: denn konnte auch die Fütterung gleichzeitig angesetzter Versuche gleichmäßig durchgeführt werden, so standen doch in den verschiedenen Monaten die Versuchstiere unter ganz verschiedenen Ernährungsbedingungen. ABEL hat seine Versuche an *Nais* nur in den Sommermonaten angestellt und zwar an zonenlosen Würmern. Er betont in erster Linie die große Regenerationsfähigkeit dieser Gattung. Ich kann dem Autor nicht so ganz beipflichten. Im Winter war diese Fähigkeit der Naiden erheblich herabgesetzt und die Anwesenheit einer Teilungszone mit ihrem wahrscheinlich großen und je nach dem Grade der Entwicklung verschiedenen Stoffverbrauch, ferner das auch hier wieder zu beachtende Lebensalter der Würmer änderte die Reaktionen der Naiden erheblich ab. So bin ich eher zu der Überzeugung gelangt, daß die von mir benutzten *Nais*-Arten keine sehr große Regenerationsfähigkeit besitzen. Dafür scheint mir auch die paratomische Teilungsart zu sprechen. Die neuen Teilstücke können nur im Verbands des Muttertieres sich entwickeln und werden erst in einem sehr fortgeschrittenen Stadium selbständig. Daher scheiterten auch meine Versuche, isolierte Teilungszonen, auch wenn weit fortgeschritten, zur Weiterentwicklung zu bringen. Im Gegensatz dazu gelang es KORSCHOLT (1919) bei dem architomisch sich teilenden Wurm *Ctenodrilus monostylus* sogar einzelne Segmente zur Regeneration zu bringen. Solche Regenerate entbehren völlig der Nahrungszufuhr und stehen also im schroffen Gegensatz zu meiner Versuchsanordnung. Daß ABEL mit seinem Versuchsobjekt, der *Nais proboscidea* soviel bessere Resultate erzielte, hat vielleicht auch darin seinen Grund, daß dieser Wurm in seiner Teilungsart, die immer ein altes Segment in das neue Tier einbezieht, eine Zwischenstellung einnimmt, eine mehr zur Architomie neigende Paratomie, die dann der Ausdruck größerer Regenerationsfähigkeit wäre.

Die Versuche lassen sich in 5 Gruppen teilen, je nachdem ob die Schnittlinien zwischen Kopfteil und Rumpfteil (I), zwischen Rumpfteil des Vorderzoids und Zone (II), zwischen Zone und Rumpfteil des Hinterzoids (III) oder im hinteren Abschnitt der Kette (IV) liegen, oder ob zwei Schnittlinien aus der Kette ein mittleres Stück herausheben (V). Diese 5 Gruppen sind in Fig. K dargestellt.

Gruppe I umfaßt 10 Versuche, deren Material teils langsam reagierende alte Winterkulturen, teils kräftige Naiden in lebhaftem

Wachstum und Teilung darstellt. Die Versuche wurden verfolgt bis der Kopfteil regeneriert und die Mundöffnung durchgebrochen war. Bei dieser Reihe konnte die Wirkung des Nahrungsentzugs mitbeobachtet werden. Der Unterschied im Verhalten der beiden Kategorien von Zuchtmaterial war außerordentlich. Bei den im Frühjahr gesammelten Naiden verlief die Regeneration sehr schnell: Innerhalb eines Monats wurde nicht nur der Kopfteil repariert, sondern meist auch noch 4—5 neue Zooide abgeschnürt. Als lebensfähigste Versuchstiere erwiesen sich 2fache Ketten mit zahlreichen Mesodermzellen und mittleren bis hohen Werten von n . Auffallend empfindlich waren kurze Zooide mit $n = 8$ oder 9. Ganz anders

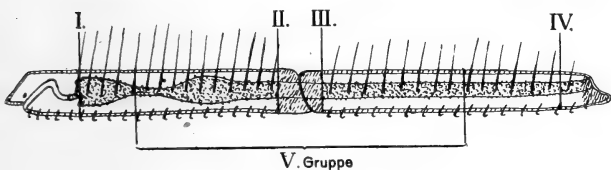


Fig. K.

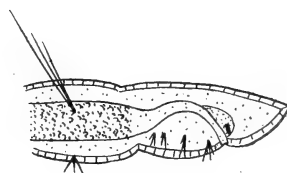


Fig. L.

war das Verhalten der Winterkultur mit meist älteren Würmern. Bei den meisten von ihnen kam es nicht zur völligen Regeneration des Kopfteils: Augen wurden wohl noch angelegt, aber der Munddurchbruch unterblieb. Wie verhielt sich bei diesen Versuchen nun die Zone? Es ließ sich mit Sicherheit eine Verzögerung der Bildungsvorgänge in der Zone konstatieren. Weniger allerdings in den Frühjahrsversuchen, wo der Überschuß an Reservestoffen einen Ausgleich schafft für den Mangel an Nahrung und der Reparationsprozeß so schnell beendet ist. Hier zeigte nur das Hinausrücken der Zone caudalwärts (in einem Falle von 9 auf 16), daß der Ernährungszustand sich verschlechtert hatte, öfter noch blieb überhaupt eine Zonenbildung nach Abtrennung des Hinterzoids aus. Bei einer Winterkultur wurde die Zone sogar resorbiert und der Wurm starb vor der definitiven Mundbildung ab. Das Regenerat verhielt sich immer völlig gleich. Erwähnenswert ist ein Fall vorzeitiger Mundbildung, während die Bauchborsten des Kopfteils noch nicht ihre definitive Lage eingenommen hatte (s. Fig. L).

Die Versuche der Gruppe II und III nehmen insofern eine Sonderstellung ein, als hier die Zone dem Regenerat unmittelbar benachbart ist oder in diesem erst entsteht. Für die Kenntnis der Wachstumsvorgänge in der Zone sind diese Versuche am lehrreichsten.

Bei der Gruppe II wurde der Schnitt so geführt, daß möglichst alles embryonale Gewebe entfernt wurde. Es zeigte sich dann nach einigen Tagen ein Regenerationskegel, der entsprechend der Vitalität des Versuchstieres und den umgebenden Einflüssen schneller oder langsamer die endgültige Gestalt annahm. Dabei waren häufig die Zeugnisse des verschiedenen Lebensalters von Muttertier und Regenerat, als da sind Farbe des Chloragogens und Ausmaße des Körpers, recht deutlich. Neben diesen Tatsachen, die wir schon aus dem Teilungsvorgang kennen, ist als besonders bemerkenswert folgende Beobachtung zu erwähnen: Die Zone war durch die Schnittführung beseitigt und ihre Neubildung war auf mehreren Wegen zu erreichen. Entweder legte sie sich in dem verbleibenden Stück an,

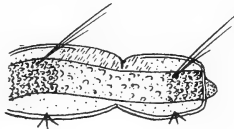


Fig. Ma.

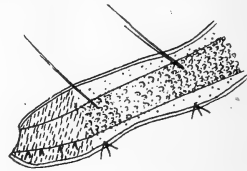


Fig. Mb.

rückte also nach vorn oder sie differenzierte sich aus dem Regenerat heraus. Die dritte Möglichkeit war die Anlage an der alten Stelle. Alle 3 Fälle wurden von mir beobachtet. Überraschend scheint mir die erste Möglichkeit: ich beobachtete zu verschiedenen Malen, daß, während sich der Regenerationskegel nur langsam bildete, in dem nächstvorderen Segment eine Zone auftrat, oft nur andeutungsweise (Fig. Ma). In dem Maße der weiteren Ausbildung des Regenerats schwindet diese Zone wieder (Fig. Mb), und ihre endgültige Anlage erfolgte oft an anderer Stelle, unterblieb aber meist für die Dauer der Beobachtung. Vielleicht ist der Vorgang so aufzufassen, daß infolge der Verletzung der Gewebeteile die Regenerationsfähigkeit an der Schnittfläche zeitweilig unterbunden ist und das benachbarte Segment dafür eintritt. Zwischen dem extrem kopfwärts gelegenen Schnitt im Gebiet der Zone bis zu dem äußersten, dem Schwanzende zu, verhielten sich alle Versuchsgruppen prinzipiell gleich und ich will deshalb auf die Fälle der Gruppe III gleich an dieser Stelle eingehen.

Die Regenerationsvorgänge nehmen einen komplizierteren Verlauf, wenn größere oder kleinere Teile der Zone am regenerierenden Tier erhalten bleiben. Es konnte bei nicht zu alten, gut genährten Würmern der zentripetale Wachstumsprozeß so weit gehen, daß es

in seinem Bereich zu einem völligen Darmverschluß kam. Das fand ich besonders dann, wenn die Schnittstelle kurz hinter der Zone lag, die ihrerseits den Darm zusammendrückte, so daß zwischen beiden fraglichen Stellen der Darm wohl seine normale Form nicht behalten konnte, sondern kollabierte. Für meine Auffassung spricht auch die Tatsache, daß die Länge einer solchen zentripetal wachsenden Zone sehr gering war, so daß man den Eindruck hatte, daß unter gewöhnlichen Verhältnissen in die Länge wachsende Zonengewebeanteile auf das Darmlumen hinwuchsen. Es schien mir als ob veränderter Druck infolge der verminderten Spannung der Darmwände die Richtungsänderung des Zonenwachstums verursachte. Trat aber dieser Darmverschluß ein, der seine Vollständigkeit in

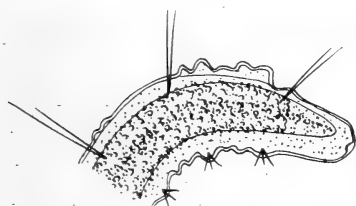


Fig. N.

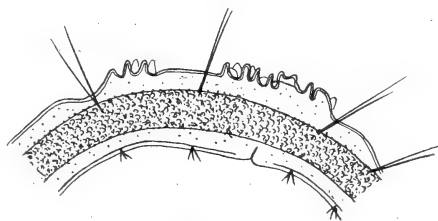


Fig. O.

einer völligen Stauung des Darminhalts dokumentierte, dann traten auch hier an benachbarten Segmenten Zonenbildungen auf. Auf einen besonders schönen Fall dieser Art will ich näher eingehen: Am 25./2. 1920 wurde von einem Hinterzoid einer dreifachen Kette Kopfteil und Hinterende hinter der Zone abgetrennt. Es sei bemerkt, daß das Versuchstier in gutem Futterzustande und voll von Mesodermzellen war. Der Durchschnürungsprozeß der Zone war lebhaft, so daß die Darmmündung zugeschnürt wurde. Am 1./3. 1920 war die Abtrennung durchgeführt, der After aber noch geschlossen, der Darminhalt also aufgestaut. Gleichzeitig ist die Bildung einer Zone zu bemerken in der oben vermerkten Lage, also um ein Segment kopfwärts gerückt. Das Eigenartige dieser Zonenbildung liegt in der Auffaltung der Epidermis als einzigem Kennzeichen (Fig. N). Weitere Gewebeverdickungen, die sich in einem Opakwerden des Wurmes an diesen Stellen dokumentieren, waren nicht festzustellen. Einige kleine Falten wurden auch in den nächstgelegenen Segmenten beobachtet. 8 Tage später bot sich ein anderes Bild (Fig. O): der After war wieder in Funktion, das Längenwachstum am Hinterende hat 4—5 neue Borstensegmente gebildet. Die in Bildung begriffene Zone ist

weiter fortgeschritten, eine ventrale Einschnürung ist sichtbar, ebenso eine opake Zone. Die Epidermisauffaltung hat bedeutend zugenommen. Ebenfalls Fortschritte gemacht hat die Faltenbildung in dem davor gelegenen Segment. Verständlich ist diese Faltenbildung nur unter der Annahme, daß andere Gewebeteile im Zonenbereich der Epidermiswucherung im Wachstum nicht folgen. In erster Linie muß man wohl an einen Ausfall des Darmwachstums denken. Histologisch konnte dieser Fall leider nicht nachgeprüft werden.

Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, daß die verschiedenen Grade des Lebensalters und damit der Assimilation sich auch bei den Regenerationsversuchen als bedeutungsvoll erwiesen, in der Weise daß bei alten Würmern (Winterversuche) die Teilungsintensität herabgesetzt war und häufig ganz aufhörte. Damit wurde das oft nur wenige Segmente betragende Hinterzoid ein integrierender Bestandteil des Vorderzoids (Fig. P).

Bei der Gruppe IV meiner Versuche liegen die klarsten Ergebnisse vor: hier war weder die Nahrungsaufnahme gehindert noch lag der operative Eingriff in der Nähe der Zone, wodurch alle direkten Schädigungen vermieden wurden. Immer war hier zu beobachten, daß zwar der Durchschnürungsvorgang in der Zone während der Reparation des Hinterendes zum Stillstand kommen konnte, aber eine Resorption der Zone nicht eintrat. Möglich wäre dies natürlich gewesen unter Bedingungen, die auch bei normalem Wachstum der Würmer es zur Rückbildung angelegter Zonen kommen lassen. Auch hier spielte höheres Alter eine verzögernde Rolle, wie Fig. Q a—d zeigen. Dieses Zuchttier trennte sich erst nach etwa 20 Tagen (5./12. 1919—24./12. 1919), während junge Würmer bei gleicher (Zimmer-)Temperatur gehalten in wenigen Tagen sich teilten.

Schließlich sei die V. Versuchsgruppe erwähnt. Hier sollten Regenerationsprozesse verfolgt werden bei gleichzeitigem Eingriff am Vorder- und Hinterende einer Kette. Sämtliche Versuchstiere hatten weit ausgebildete Zonen. Alle Versuche hatten ein negatives Resultat. Die Ketten teilten sich und beide Teilstücke gingen nach wenigen Tagen zugrunde. Die Grenze der Reparationsfähigkeit auch unter günstigsten Bedingungen lebender Frühjahrskulturen war anscheinend überschritten. Die beiden Schnitte lagen verschieden weit auseinander: Die Versuche, isolierte Mittelzoide zur Regeneration zu bringen, waren ebenso ergebnislos wie Ketten, denen nur die Kopf-

segmente und einige Schwanzsegmente entfernt waren. Mittelzooide waren etwa noch 24 Stunden lebensfähig. Dabei hatten sich die Schnittwunden abgerundet, wie Fig. R zeigt. Peristaltische Bewegungen des Darmes und zuckende Bewegungen des Regenerates waren während dieser Zeit bemerkbar. Daß das Resultat der V. Gruppe aber kein absolut gültiges ist, zeigt jener oben beschriebene Versuch, wo nach Entfernung von Kopf- und Schwanzsegmenten noch jene Faltenbildungen der Epidermis sichtbar werden. Die Lebensdauer dieses Versuchstieres wäre aber sicher nicht lang gewesen.

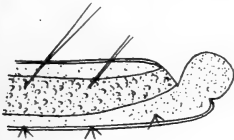


Fig. P.

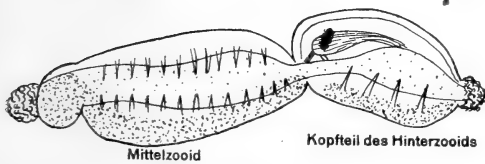


Fig. R.

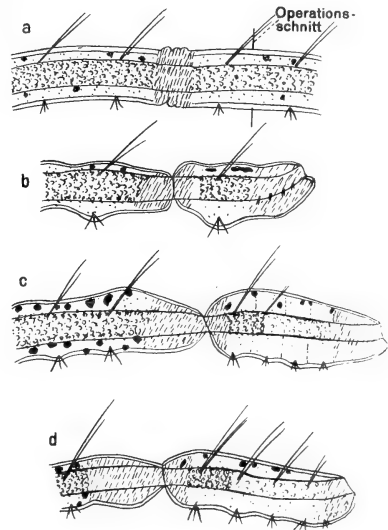


Fig. Q.

Als Resultat ließe sich folgendes zusammenfassen: operative Eingriffe und in ihrer Folge regenerative Vorgänge können das Zonenwachstum zeitweilig verzögern; aber nur Nahrungsentzug und hohes Alter bringen dieses Wachstum zum Stillstand. Eingriffe im Gebiet der Zone selbst können Zonenbildung in benachbarten Segmenten hervorrufen, die mit der Wiederherstellung des Wurmes wieder verschwinden kann oder aber das operierte Segment abschnürt, was vor allem eintritt, wenn überwiegend centripetales Wachstum der alten Zone zu einem Darmverschluß geführt hat. Ketten, die zwei Eingriffen gleichzeitig unterworfen sind, sind meist nicht lebensfähig, gleichgültig ob das regenerierende Wurmstück nur aus embryo-

nen Zellen eines Mittelzooids besteht oder einen nur einige Kopf- und Schwanzsegmente entbehrenden Wurm darstellt.

III. Besprechung einiger Literaturangaben und zusammenfassende Betrachtung der Ergebnisse.

Damit bin ich am Ende meiner Darlegungen und will nur noch versuchen, die verschiedenen Reaktionskonstanten so zu gruppieren, daß ein einheitliches Bild der Reaktionsnorm für die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden entsteht. Das ist wohl am besten durch folgendes Schema möglich:

		Jung ← Alt →	
		← Gute Ernährung →	Schlechte Ernährung →
hohe Temperatur	schnelle Vermehrung kurze Zooide kurze Ketten (Geschlechtszellenbildung)		lange Zooide schneller Zonenschwund
tiefe Temperatur	kurze Zooide lange Ketten Reservestoffbildung		lange Zooide langsamer Zonenschwund langsame Vermehrung

Dabei bedürfen zwei Punkte einer kurzen Erklärung: Jugend und Alter der Zooide haben für das System die Bedeutung, daß sie das Resultat in der Pfeilrichtung verschieben, Geschlechtszellenbildung ist wohl nur möglich (nach meinen Beobachtungen an *N. elinguis*), beim Zusammentreffen hoher Temperatur und guter Ernährung. Zu diesen äußeren Bedingungen gehören natürlich noch innere uns bisher unbekannte. Die Veränderung geschlechtlich werdender Würmer erfolgt in der Richtung des Pfeils.

Hier muß auch noch eines Versuches gedacht werden, den ganzen Komplex der hier besprochenen Erscheinungen zu klären. Er ist von GALLOWAY (1899) mit *Dero* unternommen worden. Er vermutete, daß Art und Weise der Teilung vom Futterüberfluß abhinge. Die Schwankungen der Zone bringt er im Zusammenhang mit denen der Größe, die er vom Futter abhängig erklärt. Der Verf. verliert sich häufig in theoretische Betrachtungen, die für uns unwesentlich sind. Erwähnenswert ist nur noch ein Fütterungsversuch, den GALLOWAY

mitteilt, aus dem aber nur die Tatsache abzuleiten ist, daß die Bildung von Zooiden bei guter Ernährung schneller vonstatten geht als bei schlechter und häufig durch übermäßige Bakterienbildung (bei organischen Aufgüssen) und Zersetzung zum Stillstand kommt. Die *Aeolosoma*-Arbeiten von A. STOLČ (1903 a, b) lassen sich nur in manchen Punkten zum Vergleich heranziehen. Der Modus der normalen Teilung scheint danach bei *Aeolosoma* in festeren Bahnen zu verlaufen. Abnorme Verhältnisse führen zu ähnlichen Resultaten wie bei den Naiden: So unterdrückt altes Kulturwasser die Knospung und bei Geschlechtstieren zeigen sich noch schwache Zonen im hinteren Teil des Wurmes. Der Tod tritt bei *Aeolosoma* ein, nachdem ein Nachlassen der Knospung stattgefunden hat, aus Senilität (krankhafte Affektion der Excretionsorgane, Bakterienbildung, Anschwellung der Verdauungsröhre). STOLČ kommt zu dem Resultat, daß: Geschlechtlichkeit und ungünstiges Milieu zur Individualisierung des Stockes führen (= Verschwinden der Zone). Auf die Endresultate des Verf. gehe ich hier nicht ein, da sie durch übermäßiges Theoretisieren recht anfechtbar erscheinen. Wohl aber lohnt es auf Beobachtungen BRETSCHER's, eines Schweizer Forschers, betreffs *N. elinguis* hinzuweisen (1899, 1901, 1903 a, b). Er fand *N. elinguis* nur in hohen Alpenseen und dort als alleinigen Vertreter dieser Gruppe. Das Auffälligste ist aber seine Mitteilung, daß er den Wurm gerade in den höchsten Fundorten fast ausschließlich in geschlechtlichem Zustande fand, während in tieferen Stationen die ungeschlechtliche Vermehrung häufig war. Nun hat SCHUSTER die Vermutung geäußert, daß es sich bei *N. elinguis* um ein Glazialrelikt handle, und bei seiner Durchforschung Sachsens und Nordböhmens nach Naiden sind die Fundorte an der Mulde die einzigen geblieben; sie liegen aber bekanntlich am Rande der diluvialen Eisgrenze, die in Nordsachsen festgestellt wurde. Bei dieser ausgesprochen stenothermen Art, bei der ich in Sachsen auch im Winter kräftige Teilung beobachtete, wäre nun vielleicht zu vermuten, daß unter sehr tiefen Temperaturen (Fundorte in der Schweiz 2000 m hoch) die Teilungsintensität derart herabgesetzt ist, daß ungeschlechtliche Fortpflanzung für die Erhaltung der Art nicht mehr in Frage kam und die geschlechtliche Fortpflanzung das Übergewicht gewann. BRETSCHER schreibt dagegen diesen tiefen Temperaturen eine ähnliche Wirkung zu wie das Austrocknen der Wasserbehälter sie ausübt, wobei er ebenfalls Entwicklung der Sexualität beobachtet haben will. Auch möchte ich erwähnen, daß

VON HARPER (1903) den meinen ähnliche Regenerationsversuche angestellt wurden, als deren Ergebnis festzustellen ist, daß die Bildung der Regenerationszone den Prozeß der asexuellen Vermehrung hindert und daß während der Sexualperiode die Regeneration unvollkommen bleibt.

Zum Schluß möchte ich nicht unterlassen auf den Punkt hinzuweisen, von dem aus eine einheitliche Auffassung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung möglich ist. Wir haben die ausschlaggebende Bedeutung der Ernährung überall bei den Beobachtungen und Experimenten festgestellt. Im Hinblick darauf kann man das Resultat dieser Untersuchungen dahin zusammenfassen:

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden ist ein Wachstumsvorgang, der einsetzt, wenn ein gewisser Nährstoffüberschuß vorhanden ist, der für das Wachstum am Hinterende nicht verbraucht wird. Dieses Vermehrungswachstum äußert sich in der Anlage einer Teilungszone und verläuft in allen wesentlichen Punkten wie das Längenwachstum am Hinterende des Wurmes. Der Teilungsvorgang tritt in einem Bezirk auf, der die Mitte des Wurmes einschließt und teilt also diesen in zwei etwa gleiche Teile. Die vordere Grenze dieses Bezirkes liegt nach meinen Beobachtungen bei *N. elinguis* hinter dem 12. Segment, bei *N. variabilis* hinter dem 13. Segment, die hintere Grenze etwa hinter dem 20. bzw. dem 23.—29. Körpersegment, ist also weniger genau bestimmt. Vermutlich hängt diese Schwankung mit der wechselnden Zahl fertig ausgebildeter Segmente am Hinterende bei Anlage der Zone zusammen. Diese Resultate stimmen überein mit den Angaben ABEL's (1903) über die Grenzen der Regenerationsfähigkeit bei *Nais proboscidea*. Die eben umgrenzten mittleren Segmente bezeichnen die Variationsbreite der Teilungszone. Die Lage dieser letzteren bestimmt die Länge des nahrungsaufnehmenden Muttertieres. Es bestehen nun zwischen Nahrungsaufnahme und Zooidlänge folgende einfache Beziehungen.

1. Die Länge des Einzelzooids ist (innerhalb der der Zonenvariation gesteckten Grenzen) umgekehrt proportional der Menge der aufgenommenen Nährstoffe. Mit anderen Worten: Je größer die zugeführte Nahrungsmenge ist, desto kleiner kann die resorbierende Darmoberfläche sein, was seinen Ausdruck in der Bildung kurzer Zooide findet. Je weniger Nahrung zur Verfügung steht, desto intensiver muß die Ausnutzung des Darminhalts sein, eine desto größere Darmoberfläche muß er passieren, deshalb caudale Verschiebung der Teilungszone.

2. Die Intensität des Wachstumsvorgangs ist direkt proportional der aufgenommenen Nahrungsmenge unter Berücksichtigung von Temperatur und Lebensalter.

In diese Anschauungen fügen sich die übrigen Erscheinungen mühelos ein: das Auftreten der Sexualität ist mit Stoffentzug für die Geschlechtszellenbildung verbunden, infolgedessen rückt die Zone nach hinten und schwindet schließlich ganz; das Altern der Tiere findet seinen Ausdruck in mangelhafter Aufnahme der gebotenen Nahrung und muß deshalb dieselbe zooidverlängernde Wirkung haben; in derselben Richtung wirken regenerative Prozesse, indem sie der ungeschlechtlichen Fortpflanzung Stoffe entziehen. Schließlich stellt Reservestoffbildung den Zustand herabgesetzter Teilungsintensität dar, der sich bemerkbar macht, wenn in einer Zeit des Nahrungsüberschusses tiefe Temperaturen auftreten.

Würzburg, im Juni 1920.

Nachwort.

Nach Abschluß der Arbeit erschien (in: Biol. Ztrbl., Vol. 40, No. 7) eine Arbeit von W. LIPPS über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria lacustris*. Wenn auch in dieser Arbeit die von mir erörterten Fragen nur gestreift werden und gar keinen Vergleich dulden, da *Stylaria* einen von der Gattung *Nais* ganz verschiedenen Typus der Teilung aufweist, möchte ich doch kurz auf die LIPPS'sche Arbeit eingehen.

Es erscheint mir auch nach dieser Arbeit noch höchst fraglich, ob höhere Temperatur für die Geschlechtszellenbildung entscheidend ist. Höchst bedauerlich ist es, daß der Verfasser Nahrungsquantität und -qualität ganz außer acht gelassen hat. Es ist ja gut denkbar, daß in den Kulturen mit höherer Temperatur gleichzeitig die Futtermenge zunahm. Sodann könnte man nach LIPPS' Angaben vermuten, daß periodisches Trockenliegen des Fundortes (während der Sommermonate) gerade an diesem Material eine Reaktionsweise hervorgerufen hat, die auf höhere Temperaturen mit Bildung der Geschlechtsorgane antwortet. Wir wissen allerdings noch wenig über das Verhalten der Naiden an verschiedenen Fundorten, aber die widersprechenden Berichte der Naidenfaunistik legen diesen Gedanken nahe. Auch die Tatsache, daß hinsichtlich der Sexualität beeinflusste Würmer auch in tiefer Temperatur geschlechtsreif werden, scheint mir auf andere als nur Temperatureinflüsse zu deuten. Schließlich möchte ich noch die Nachahmung des Eintrocknungsversuchs VEJ-

DOVSKÝ's beanstanden. Die Wirkung beruht, wenn eine solche überhaupt besteht, doch wohl auf der Konzentration der im Wasser gelösten Stoffe, weniger auf der erhöhten Temperatur. Deshalb konnten die diesbezüglichen Experimente von LIPPS zu keinem Ergebnis führen. Übrigens glaube ich, daß der Verfasser weniger optimistisch seinen Standpunkt vertreten hätte, wenn er die Literatur nach 1884 einer Durchsicht unterzogen hätte.

Würzburg, im Juli 1920.

Literaturverzeichnis.

1771. O. F. MÜLLER, Von Würmern des süßen und salzigen Wassers, Kopenhagen 1771.
1870. E. PERRIER, Sur la reproduction scissipare des Naidines, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 70, 1870.
1873. P. TAUBER, On Naidernes bygning og Kjønnsforhold, in: Naturh. Tidsskr., 1873.
1874. —, Untersøgelse over Naidernes Kjønsløse formering, *ibid.*, 1874.
- 1876—1877. SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Strobilation und Segmentation, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 3, 1876—1877.
- 1877—1878. —, Beiträge zur Biologie der Oligochäten, *ibid.*, Vol. 4, 1877—1878.
1883. R. TIMM, Beobachtungen über Phreoryctes Menkeanus HOFFM. und Nais, *ibid.*, Vol. 6, 1883.
1884. F. VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochäten, Prag 1884.
1885. W. KÜKENTHAL, Über die lymphoiden Zellen der Anneliden, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 18, 1885.
1891. A. G. BOURNE, Note on the Naidiform Oligochæte, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 32, 1891.
1896. D. ROSA, I linfociti degli Oligocheti, in: Mem. Accad. Sc. Torino (2), Vol. 46, 1896.
1896. G. SCHNEIDER, Über phagocytäre Organe und die Chloragogenzellen der Oligochäten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 61, 1896.
1898. L. CUÉNOT, Etudes physiologiques sur les Oligochètes, in: Arch. Biol., Vol. 15, 1898.
1899. BRETSCHER, Beitrag zur Kenntnis der Oligochätenfauna der Schweiz, in: Rev. suisse Zool., Vol. 6, 1899.

1899. I. V. GALLOWAY, Observations on non-sexual Reproduction in *Dero vaga*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 35, 1899.
- 1899—1900. V. WILLEM et A. MINNE, Recherches sur l'excretion chez quelques annelides, in: Mem. Cour. Acad. Belgique, Vol. 58, 1899—1900.
1900. W. MICHAELSEN, Oligochäta, in: Tierreich, Lief. 10, Berlin 1900.
1901. K. BRETSCHER, Beobachtungen über Oligochäten der Schweiz, in: Rev. suisse Zool., Vol. 9, 1901.
1903. M. ABEL, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limikolen Oligochäten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 73, 1903.
- 1903a. K. BRETSCHER, Zur Biologie und Faunistik der wasserbewohnenden Oligochäten der Schweiz, in: Biol. Ctrbl., Vol. 23, 1903.
- 1903b. —, Beobachtungen über die Oligochäten der Schweiz, 7. Folge, in: Rev. suisse Zool., Vol. 11, 1903.
1903. E. H. HARPER, Notes on Regulation in *Stylaria lacustris*, in: Biol. Bull., Vol. 5, 1903.
1903. D. ROSA, Il Cloragogo tipico degli Oligocheti, in: Mem. Accad. Torino (2), Vol. 52, 1903.
- 1903a. A. STOLČ, Versuche betreffend die Frage, ob sich auf ungeschlechtlichem Wege die durch den mechanischen Eingriff oder das Milieu erworbenen Eigenschaften vererben, in: Bull. intern. Acad. Sc. Prague, Sc. math.-nat., Jg. 7, 1903 und Arch. Entw.-Mech., Vol. 15, 1903.
- 1903b. —, Über den Lebenscyklus der niedrigsten Süßwasserannulaten und über einige sich anschließende biologische Fragen, in: Bull. intern. Accad. Sc. Prague, Sc. math.-nat., Jg. 7, 1903.
1906. E. PIGUET, Observations sur les Naididées, in: Rev. suisse Zool., Vol. 14, 1906.
1909. G. DALLA FIOR, Über die Wachstumsverhältnisse am Hinterende und die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Stylaria lacustris* (Nais proboscidea), in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 17, 1909.
1909. W. MICHAELSEN, Oligochäta, in: A. BAUER, Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 13, Jena 1909.
1910. H. JOSEPH, Die Amöbocyten von *Lumbricus*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 18, 1910.
1913. E. PIGUET, Notes sur les Oligochètes, in: Rev. suisse Zool., Vol. 21, 1913.
1915. R. W. SCHUSTER, Morphologische und biologische Studien an Naiden, in: Intern. Rev. Hydrobiol., biol. Suppl. zu Vol. 7, 1915.
1919. E. KORSCHOLT, Über die natürliche und künstliche Teilung des *Ctenodrilus monostylos* ZEPP., in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 45, 1919.
1919. R. WOLTERECK, Variation und Artbildung, Vol. 1, Bern 1919.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>Bm</i> Bauchmark <i>Chlor</i> Chloragogen <i>Chlor. h</i> Chloragogenhaufen <i>D</i> Darm <i>Diss</i> Dissepiment	<i>Ep</i> Epidermis <i>Lymph</i> Lymphocyten (Eleocyten) <i>Musk</i> Muskeln <i>Perit</i> Peritoneum <i>Rg</i> Rückengefäß
--	--

Sämtliche Figuren mit LEITZ' Komp.-Ok. 6, Apochromat 3 mm, Zeichenapparat, gezeichnet.

Tafel 2.

Fig. 1. Querschnitt durch ein frisch gefangenes Exemplar von *Nais variabilis* (1./4. 1920), 5 μ . Hämatoxylin (nach BÖHMER)-Pikrokarmin.

Fig. 2. Querschnitt durch den Vorderkörper eines Zuchtieres aus dem Versuch V a von *Nais variabilis*, 5 μ . Safranin-Lichtgrün.

Fig. 3. Querschnitt durch den Hinterkörper desselben Zuchtieres, 5 μ . Safranin-Lichtgrün.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Zuchtier des Versuches R₂₂ von *Nais variabilis*, 5 μ . Hämatoxylin (nach BÖHMER)-Pikrokarmin.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Zuchtier des Versuches V a, 5 μ . Hämatoxylin (nach BÖHMER)-Pikrokarmin.

Fig. 6. Teile eines Querschnittes durch *Nais elinguis* (Januar 1914), 5 μ . Hämatoxylin (nach BÖHMER)-Pikrokarmin.

Fig. 7. Teil des Chloragogenbezugs von *Nais elinguis* (Januar 1914), 5 μ . Hämatoxylin (nach BÖHMER)-Pikrokarmin.

Fig. 8. Längsschnitt einer *Nais elinguis* (Januar 1914), 5 μ . Hämatoxylin (nach HEIDENHAIN)-Orange G.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über den Einfluß verschiedener Salze auf die Entwicklungsdauer von *Culex pipiens* L. und auf das Verhalten der *Culex*-Larven während der Submersion.

Von

Dr. Margarete Gofferje.

(Aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W.)

Mit 46 Abbildungen im Text.

Inhaltsangabe.

	Seite
Einleitung	197
A. Züchtungsversuche	206
I. Technik der Züchtungsversuche und deren graphische Darstellung	206
II. Fütterungsversuche	209
a) Züchtungsversuche unter natürlichen Bedingungen . .	209
b) Züchtungsversuche im Laboratorium mit Imaginesfütterung	213
III. Hungerversuche	215
a) Unterschied zwischen den zu den Versuchen benutzten „großen“ und „kleinen“ Larven	215
b) Destilliertes Wasser als Züchtungsmedium	215
c) Salzwasser als Züchtungsmedium	217
1. NaCl	217
2. KCl	218

	Seite
3. MgCl_2	220
4. CaCl_2	220
5. Vergleich der Wirkungsweise der benutzten Chloride	222
6. Na_2SO_4	224
7. K_2SO_4	225
8. MgSO_4	226
9. Vergleich der Wirkungsweise der benutzten Sulfate	227
10. NaNO_3	228
11. KNO_3	229
12. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	229
13. Vergleich der Wirkungsweise der benutzten Nitrate	230
IV. Vergleich der Wirkungsweise aller benutzten Salze	231
V. Das verschiedenartige Verhalten von „kleinen“ und „großen“ Larven	234
VI. Züchtungsversuche in Salzgemischen	236
VII. Größenangaben über die bei den Züchtungsversuchen im Salz- wasser erhaltenen Imagines	239
VIII. Vergleich zwischen dem erträglichen Salzgehalt für <i>Culex</i> - Larven und dem für andere Arthropoden, speziell <i>Chironomus</i> - Larven	240
B. Submersionsversuche	244
I. Vorbemerkung: Beziehungen zwischen Teil A und B . . .	244
II. Technik der Submersionsversuche	245
a) Apparatur	245
b) Berechnungen	248
III. Submersionsversuche	252
Vorbereitungsmedium: Versuchsmedium:	
a) Na_2SO_4	Leitungswasser. 252
b) KCl	Leitungswasser. 256
c) Aquariumswasser	KCl 261
d) KCl	KCl 265
e) Aquariumswasser	NaCl 266
f) NaCl	NaCl 267
g) Aquariumswasser	Na_2SO_4 268
h) Aquariumswasser	HgCl_2 268
i) Tabellarische Zusammenstellung aller Versuche . . .	275
IV. Versuche mit anormaler Funktion des Tracheensystems . .	279
V. Lageänderungen der Larven während der Submersion . . .	281
VI. Bedeutung der Gasblasenabgabe während der Submersion . .	286
C. Zusammenfassung	293

Einleitung.

Vorliegende Arbeit ist entstanden im Anschluß an Untersuchungen von A. KOCH, der *Culex*-Larven während der Submersion bei verschiedenem Kohlensäure- und Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums untersuchte. Während sich bei diesen Versuchen im allgemeinen die Haupttracheenstämme allmählich ihres Gasgehaltes entledigen und ein bandartiges Aussehen bekommen (vgl. BABÁK 1912), konnte KOCH jedoch bei einigen Submersionsversuchen das umgekehrte Verhalten der Tracheen beobachten. Die beiden, den Körper und die Atemröhre durchziehenden Haupttracheenstämme füllten sich nämlich in diesen Fällen mehr und mehr mit Gas, bis schließlich durch das Stigma des Atemtubus von Zeit zu Zeit eine kleine Gasblase abgegeben wurde, eine Tatsache, auf die bereits RÉAUMUR (1734—1742) aufmerksam gemacht hat, und die man ja auch gelegentlich bei im Aquarium gehaltenen *Culex*-Larven beobachten kann. Es ist nun A. KOCH bei seinen Untersuchungen nicht gelungen, durch Veränderungen des Gasgehaltes des Wassers, in dem die Larven während der Submersion gehalten wurden, solche Bedingungen zu schaffen, daß eine Gasfüllung der Tracheen und Abgabe von Gasblasen als Norm zu beobachten gewesen wäre, trotzdem den Larven Kohlensäure und Sauerstoff in verschieden großen Mengen und wechselndem Verhältnis der Gase zueinander dargeboten wurden. Eine Klärung dieser Verhältnisse würde aber entschieden von Bedeutung sein für das Verständnis des Mechanismus der Tracheenatmung. Wir würden dadurch einen bedeutenden Schritt vorwärtskommen bei der Diskussion der Frage: findet bei einem geschlossenen Tracheensystem (denn als solches hat das Atmungsorgan der *Culex*-Larven bei der Submersion zu gelten) ein Abtransport von CO_2 durch die Tracheen statt, oder wird CO_2 auf anderem Wege (durch Vermittlung der Körperflüssigkeit) aus dem Organismus entfernt?

A. KOCH hat die drei hauptsächlich in Betracht kommenden Theorien über die Mechanik des Gasaustausches bei geschlossenen Tracheensystem folgendermaßen ¹⁾ kurz charakterisiert:

1) Die Besprechung der drei Theorien ist der Arbeit von A. KOCH wörtlich entnommen.

Erste Theorie.

a) Offenes Tracheensystem.

„Nach PALMÉN (1877) soll an jeder beliebigen Stelle des Tracheensystems ein Gasaustausch zwischen der in die Tracheen durch die Stigmata aufgenommenen atmosphärischen Luft und dem die Tracheenwand umspülenden Blute durch die Tracheenwand hindurch stattfinden, und erst das Blut, als Vehikel für die Atemgase, soll den Sauerstoff nach den atmenden Geweben und Zellen hin- und die Kohlensäure von dort nach den Tracheen zurückbefördern. Das Blut würde also danach den Gasaustausch mit den lebenden Zellen vermitteln, und die Tracheaten sollen nur deshalb eine besondere Stellung im Tierreich einnehmen, weil bei ihnen (nach CUVIER, 1856) die Atmungsorgane das Blut aufsuchen, anstatt — wie bei allen anderen Tieren — das Blut die Atmungsorgane. Diese Anschauung vertritt noch PACKARD (1903) in seinem Test-book of Entomology. . . .“

b) Geschlossenes Tracheensystem.

„Da in diesem Falle keine direkte Verbindung der Tracheen durch Stigmata mit der atmosphärischen Luft vorhanden ist, so können dadurch nach PALMÉN (1903) u. a. die Tracheen ihren Hauptzweck, die Sauerstoffversorgung des Blutes, nicht erfüllen. Es findet deshalb ein Gasaustausch zwischen dem Blute und dem umgebenden Medium (Wasser) durch die Körperwand hindurch statt. Das Tracheensystem hat also keinerlei respiratorische Funktion, es dient höchstens als Reservoir für abgeschiedene Kohlensäure („verbrauchte Luft“ [DEWITZ 1890]), als statisches Organ, oder als mechanischer Apparat, bestimmt „die Blutbahnen auszudehnen“ (PALMÉN, zitiert nach LÜBBEN, 1907, l. c. p. 82). Nach dieser Theorie findet somit bei geschlossenem Tracheensystem eine allgemeine Hautatmung statt, die ungefähr der bei Würmern (Anneliden) analog ist. In diesem Sinne äußert sich auch PACKARD (l. c., p. 459).“

Zweite Theorie.

a) Offenes Tracheensystem.

„Die Hauptstämme der Tracheen sind nur Leitungsbahnen für die Atemluft, und als solche so gut wie ganz gasundurchlässig. Der

Gasaustausch findet zwischen den feinsten, in die Gewebe eindringenden Verzweigungen der Tracheenäste und den lebenden Zellen direkt statt, d. h. ohne Vermittlung des Blutes. Den Tracheenendzellen muß also ein wichtiger Anteil an den Erscheinungen des Gaswechsels zufallen, und man (WIELOWIEJSKI 1882) hat ‚die Tracheenendzellen sogar als — den roten Blutkörperchen der Wirbeltiere entsprechende — Sauerstoffspeicher betrachtet‘ (WINTERSTEIN 1912 p. 110). Eine Mitwirkung des Blutes beim Gastransport kommt nach dieser Theorie somit kaum in Frage, und in diesem Sinne ist wohl auch die Stelle bei HERTWIG (1910 p. 435) zu verstehen, an der es heißt: ‚Da die Tracheen mit ihren feinen Verzweigungen die Gewebe direkt mit Sauerstoff versorgen, so ist das Blutgefäßsystem rudimentär.“

b) Geschlossenes Tracheensystem.

„Auch in diesem Falle soll die Mitwirkung des Blutes so gut wie ganz ausgeschaltet sein: ‚In dem Tracheensystem ist in solchen Fällen eine Sonderung eingetreten in einen durch Diffusion aus dem Wasser Sauerstoff aufnehmenden und eben dahin Kohlensäure abgebenden Abschnitt (Tracheengeäßer der Haut und der Kiemen) und einen an die Gewebe und die Organe herantretenden Abschnitt, welcher umgekehrt die Kohlensäure der Gewebe gegen Sauerstoff eintauscht.‘ (HERTWIG 1910 p. 435).

Bei den Anhängern dieser Theorie findet man aber wieder zwei verschiedene Ansichten: die einen wollen den Gasaustausch in den Tracheen der Haut und der Kiemen auf rein physikalische Weise erklären (schon DUTROCHET 1837), während die anderen an aktive Vorgänge im Zellularstoffwechsel, d. h. an eine Gassekretion denken.“

Dritte Theorie.

„VON FRANKENBERG (1915) nimmt für beide Arten von Tracheensystemen im Gegensatz zur herrschenden Ansicht an, daß die gasförmigen Stoffwechselprodukte (Kohlensäure) nicht wieder in die Tracheen abgeschieden, sondern vom Blute fortgespült und anderweitig aus dem Körper entfernt werden (l. c., p. 587). Er glaubt, daß die Endigungen der Tracheen (ob durch Vermittlung der Endzellen, ist eine Frage für sich) Sauerstoff an die Organe abscheiden, ohne dafür Kohlensäure einzutauschen‘ (p. 587, 588).

Diese Ansicht stimmt mit der an zweiter Stelle besprochenen Theorie insofern überein, als es sich um die Sauerstoffzufuhr handelt.

Was die Kohlensäureausscheidung betrifft, so geht VON FRANKENBERG aber noch einen Schritt weiter, als es PALMÉN in der an erster Stelle besprochenen Theorie getan hat; denn dieser Forscher hält es auch für wahrscheinlich, daß die in den Zellen gebildete Kohlensäure zunächst vom Blut aufgenommen, aber dann doch noch an die Tracheen abgegeben wird, während VON FRANKENBERG an eine „anderweitige Entfernung“ der Kohlensäure (durch den Darm?) aus dem Körper denkt.

Schon vor VON FRANKENBERG ist der Gedanke, daß Sauerstoffzufuhr und Kohlensäureabgabe auf verschiedenem Wege erfolgen könnten, in Erwägung gezogen worden. Denn DEGENER (l. c., p. 373) spricht auch bereits von der Möglichkeit, daß „der Sauerstoff von den betreffenden Zellen direkt den Tracheenenden entnommen, die Kohlensäure dagegen an das Blut und erst durch dessen Vermittlung an stärkere periphere Tracheen oder (Darmatmer) an die Darmwand abgegeben und so aus dem Körper entfernt werde“.

Die Aufgabe vorliegender Arbeit sollte es nun sein, den Einfluß wechselnden Salzgehaltes des Versuchswassers auf die Funktion der Tracheen und die Mechanik des Gasaustausches zu untersuchen. (Ob die Temperatur des umgebenden Mediums oder das Alter der Larven für das unterschiedliche Verhalten verantwortlich gemacht werden können, sollen spätere Arbeiten zeigen.) Denn wenn man nicht annehmen will, daß es sich bei den von A. KOCH gemachten Beobachtungen einer Gasblasenabgabe um unkontrollierbare Zufallsbefunde gehandelt haben mag, so bleiben — nachdem sich der Gasgehalt des Mediums als belanglos erwiesen hat — nur noch drei Möglichkeiten übrig, die eventuell für den Eintritt der Gasabscheidung verantwortlich gemacht werden können: der Salzgehalt des Mediums, die Temperatur des Submersionswassers und das Alter der Larven; denn es wäre vielleicht denkbar, daß die vier, durch die Zahl der vorausgegangenen Larvenhäutungen charakterisierten Larvenstadien sich in bezug auf die Gasabscheidung verschieden verhielten.

Ein in den weitesten Grenzen wechselnder Salzgehalt muß ebenso wie ein abnorm hoher oder niedriger Gasgehalt des Mediums einen schädigenden Einfluß auf die Larve ausüben. Es fragt sich nun, ob die im Submersionswasser gelösten Salze sich in bezug auf die Funktion des Tracheensystems genau so verhalten wie die Gase; ob also — mit anderen Worten — die Salze nur die Fähigkeit haben, je nach ihrer qualitativen und quantitativen Zusammensetzung verkürzend oder verlängernd auf die normale Submersionsdauer zu

wirken und die Energieproduktion der Larven während dieser Zeit zu steigern oder abzuschwächen — oder ob sie imstande sind (eventuell außerdem) die Funktion des Tracheensystems so zu beeinflussen, daß eine Gasansammlung in den Tracheen und schließlich eine Gasabgabe durch das Stigma erfolgt.

Es lag nun von vornherein die Möglichkeit vor, die Salze entweder erst während der Submersion auf die Larven wirken zu lassen, oder aber das Versuchstier schon eine bestimmte Zeit vorher in die betreffende Salzlösung zu überführen, um es dann in derselben Lösung oder in Leitungswasser während der Submersion zu untersuchen. Welcher Weg am ersten zum Ziele führen würde, konnte im voraus, allein durch theoretische Erwägungen, natürlich nicht angegeben werden. Es handelte sich also zunächst darum, umfassende Vorversuche über den Einfluß von Salzlösungen auf die Lebens- und Entwicklungsmöglichkeiten der Larven anzustellen.

Culex-Larven kommen in der Natur in so verschiedenartigen Tümpeln vor, daß man von vornherein mit einer ziemlich großen Anpassungsfähigkeit derselben an den wechselnden Salzgehalt des Wassers rechnen muß. Darauf weisen auch verschiedene Stellen in der Literatur hin. Schon 1778 beschreibt MARTINUS SLABBER eine Larve von *Culex pipiens*, die in der Nordsee gefunden worden war. Neuere Berichte bestätigen diese Angabe (s. u.). R. SCHMIDT (1913) fand Larven von *C. pipiens* in dem stark salzhaltigen Abwasser der Zeche „Maximilian“, aber auch in den weit weniger Salz führenden Abwässern von Königsborn. Ebenso wie anorganische Stoffe (denn um diese handelt es sich ja meist bei den Verunreinigungen der Fabrikabwässer) bilden auch organische Verunreinigungen keinen Hinderungsgrund für die Entwicklung der *Culiciden*-Larven. Dafür bieten die mit diesen Mückenlarven oft reich gesegneten Abwässer der Städte einen deutlichen Beweis. Und in diesem Zusammenhang sei auch eine Stelle aus P. SCHNEIDER (1913) angeführt, der berichtet, daß sich die *Culiciden* „in Dörfern sehr häufig in konzentrierter Jauche entwickeln“.

Besonders interessant wäre es natürlich gewesen, die Mückenlarven in diesen natürlichen Schmutzwässern auf ihr Verhalten bei der Submersion zu prüfen. Das war natürlich technisch nicht zu ermöglichen. Deshalb wurden Zuchtungsversuche angestellt; allerdings keine mit typisch (anorganisch oder organisch) verschmutztem Wasser, sondern mit Salzwasser, das die Chloride, Nitrate und Sulfate der Metalle Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium enthielt. Es sind

das bekanntlich alles Salze, die man (nach HIRSCH, 1914) in den natürlichen (nicht künstlich verunreinigten) Gewässern in wechselnder Konzentration und verschiedenartigem Mischungsverhältnis findet. Bei der Züchtung wurde auch nicht bis auf das Eistadium zurückgegriffen, sondern es wurde in die betreffende Salzlösung eine „kleine“ oder „große“ (s. u.) Mückenlarve, die aus einem in einer Kuhweide gelegenen Tümpel herausgefangen und vorher im Zimmeraquarium gehalten worden war, „überführt“. Es handelt sich also — genau gesagt — um Überführungs-, und streng genommen nicht um Züchtungsversuche, weil man bei diesen immer an eine Züchtung vom ersten Entwicklungsstadium, also vom Ei an, deckt. Das Verhalten der *Culex*-Larven in den verschiedenen Lösungen wurde täglich mindestens einmal kontrolliert und protokolliert. Auf diese Art war es dann natürlich möglich, die spezifische Wirkung jeder Salzlösung auf das Tier zu erkennen. Erst nachdem das geschehen war, wurden die Submersionsversuche angestellt.

Die Züchtungsprotokolle gestatteten natürlich, solche Tiere zum Versuch heranzuziehen, die ganz verschieden lange, aber genau bestimmbare Zeiten in den Salzlösungen zugebracht hatten. Für den Fall, daß eine Gasabgabe durch die Tracheen auftrat, konnte dann genau festgestellt werden, welchen äußern Einflüssen die Larve zuletzt ausgesetzt war.

Die in großer Anzahl durchgeführten „Vorversuche“ über den Einfluß der Salzlösungen auf die Entwicklung von *Culex*-Larven haben vieles gemeinsam mit den Untersuchungen, die in jüngster Zeit HIRSCH (1914), wenn auch von einem ganz anderen Gesichtspunkt aus, angestellt hat. Dieser Autor arbeitete mit Kaulquappen, Aalen, Daphnien und *Chironomus*-Larven. Für vorliegende Arbeit sind jedoch hauptsächlich seine Versuche mit den zuletzt genannten Tieren von Interesse. Im folgenden möchte ich ganz kurz die wesentlichen Resultate der HIRSCH'schen Arbeit charakterisieren.

HIRSCH arbeitete mit denselben Salzen, mit denen auch ich meine Versuche anstellte, nämlich mit den — bereits oben genannten — Chloriden, Nitraten und Sulfaten von Natrium, Kalium, Calcium und Magnesium. Er stellte davon Normallösungen in Leitungswasser her, und in einen Liter einer solchen Lösung, die sich in einem ausparaffinierten Glas befand, brachte HIRSCH gleichzeitig mehrere Exemplare einer der genannten Tierarten und bestimmte die Zeit, die die Tiere in der betreffenden Salzkonzentration zu leben imstande waren. Auf diese Weise stellte er für jede Tier-

art und jedes der benutzten Salze eine sogenannte „erträgliche Lösung“ fest, d. h. eine Salzlösung, „in der nach 6 Tagen der Bestand der Kultur noch nicht oder gerade vielleicht um $\frac{1}{3}$ vermindert ist“. Von einer „tödlichen Lösung“ redet er, wenn alle Versuchstiere innerhalb 24 Stunden sterben, und als „schädlich“ bezeichnet er schließlich solche Lösungen, deren Salzgehalt zwischen dem der entsprechenden „erträglichen“ und „tödlichen“ liegt. Zu dieser Begriffsbestimmung, und zwar zunächst zu der der „erträglichen Lösung“, kam HIRSCH durch Kontrollversuche mit reinem Leitungswasser; in diesen waren nämlich nach dem Verlauf von 6 Tagen auch durchweg $\frac{1}{3}$ der Versuchstiere tot.

Ich konnte auf Grund meiner Erfahrungen über die Wirkung der Salzlösungen auf die postempyryonale Entwicklung von *Culex*-Larven mich nicht dazu entschließen, die von HIRSCH (l. c.) getroffene Einteilung der Salzlösungen in „tödliche“, „schädliche“ und „erträgliche“ zu übernehmen. Verschiedene Gründe, auf die ich im Laufe des 1. Teiles der Arbeit ausführlich zu sprechen kommen werde, veranlaßten mich, von „tödlichen“, „indifferenten“ und „entwicklungshemmenden“ Salzlösungen zu reden.

Da der ganze 1. Teil meiner Untersuchungen von der Bedeutung des Salzgehaltes des Mediums für die Entwicklungsmöglichkeit der *Culex*-Larven handelt, so sei an dieser Stelle noch kurz auf einige andere Arbeiten in der Literatur hingewiesen, die zu diesem Thema Beziehungen haben. Gerade auf diesem Gebiet ist schon ungeheuer viel gearbeitet worden, und zwar von den verschiedensten Gesichtspunkten aus. Ich will mich bei diesen Literaturangaben darauf beschränken, die verschiedenen Methoden dieser „Salzwasserversuche“ durch Beispiele zu charakterisieren, um nachher angeben zu können, in welche Kategorie die eigenen Untersuchungen einzuordnen sind. Im übrigen verweise ich auf die ausführlichen Literaturbesprechungen und Autorenverzeichnisse bei HIRSCH, FÜRTH, LOEB u. A.

Es sei zunächst auf Versuche hingewiesen, die in großem Maßstabe im Freien angestellt worden sind und bei denen man viele Generationen einer Tierart in einem bestimmten salzhaltigen Gewässer gezüchtet hat, das bis dahin von der betreffenden Species noch nicht bewohnt war. Es handelte sich in diesen Fällen darum festzustellen, ob eine Anpassung der betreffenden Tierart an die in Bezug auf den Salzgehalt veränderte Umgebung möglich war, und ob im positiven Falle mit der physiologischen Anpassung morphologisch-anatomische Veränderungen des Tieres vor sich gingen. So

wurden z. B. von THIENEMANN (1916) *Artemia*-Eier aus einem Salz-
teich Siebenbürgens (Salzgehalt an der Oberfläche des Sees 18—20%)
in den Sparteich der Saline Sassendorf (wechselnder Salzgehalt
4,8—7,4%) ausgesetzt. In den salzigen Binnenwässern Westfalens
kam nämlich nach THIENEMANN (l. c.) und SCHMIDT (l. c.) diese Krebs-
form bis dahin nicht vor. Aus den im April 1914 ausgesetzten
Eiern hatte sich bis August 1916 eine reiche *Artemia*fauna entwickelt.
Eine genaue morphologische Untersuchung zahlreicher Exemplare
zeigte nun, daß die Tiere mit keiner der zum Vergleich vorliegenden
Artemia-Formen [forma typica von *A. salina* nach KEILHACK (1909),
A. salina beschrieben von SAMTER u. HEYMON'S (1907) aus den Salz-
lagunen von Molla kary. am Ostufer des Kaspischen Meeres, Variet-
äten von *A. salina* nach SCHMANKEWITSCH (1877), *Artemia* nach
WUNDSCH (1914)] zu identifizieren waren. Allerdings fehlte bei der
Untersuchung leider die natürlich am meisten interessierende Form
aus Siebenbürgen, von der die ursprünglich ausgesetzten Eier ab-
stammten, so daß vorläufig noch unentschieden bleiben muß, ob die
beobachteten morphologischen Abweichungen von den zum Vergleich
herangezogenen Formen bereits bei der Stammform vorliegen, oder
ob sie erst infolge der veränderten Lebensbedingungen während der
Jahre 1914—1916 neu entstanden sind.

Daß aber tatsächlich die äußere Gestalt eines Tieres von dem
Salzgehalt des umgebenden Mediums stark beeinflusst werden kann,
geht vor allem aus den Untersuchungen von SCHMANKEWITSCH (1877)
klar hervor. Der Autor fand einen auffälligen Unterschied derselben
Tierart (*Daphnia rectirostris*), je nachdem sie in Süßwasser oder salz-
haltigem Wasser gefunden wurde. Und zwar ist die Erklärung hier-
für sehr einfach: je größer der Salzgehalt des Mediums ist, um so
weiter bleiben die Tiere in ihrer Entwicklung zurück. In stark
salzhaltigem Wasser gelangen die Tiere also überhaupt nicht über
ein gewisses Jugendstadium hinaus, auf dem sie dann allerdings
geschlechtsreif werden. Die auffallenden morphologischen Verschieden-
heiten im Aussehen der Süß- und Salzwasserformen erklären sich
also in diesem Falle durch eine entwicklungshemmende Funktion
des Salzwassers.

Ebenso wie eine Entwicklungshemmung kann aber auch eine
Entwicklungserregung durch den Salzgehalt des Mediums be-
wirkt werden. Und in diesem Zusammenhang brauche ich nur an
LOEB (1913), die Gebrüder HERTWIG und deren Schüler mit ihren
Arbeiten über die sogenannte künstliche Parthenogenese und Be-

fruchtung zu erinnern. Nach LOEB (l. c.) sollen es ja die Hydroxylionen einer hypertonischen Salzlösung sein, die als „life-saving factor“ nach erfolgter Membranbildung der Eizelle den gänzlichen Verfall des Eies verhindern.

Bei einer weiteren Methode zum Studium der Wirkung von Salzlösungen handelt es sich um Versuche, wie sie z. B. eingangs, bei Besprechung der HIRSCH'schen Arbeit, skizziert worden sind. Es wird dabei die physiologische Wirkung einer bestimmten Salzlösung oder eines Salzgemisches auf erwachsene oder jugendliche Tiere festgestellt. Außer HIRSCH's Untersuchungen sind an dieser Stelle wohl auch die Arbeiten von LOEB (1911) mit dem Fisch *Fundulus* u. a. zu nennen. Durch diese Arbeiten hat man zu erforschen versucht, inwiefern die Quantität und Qualität der im Medium vorhandenen einzelnen Salze und Salzgemische von Bedeutung für die Tiere sind, und man ist zu dem Ergebnis gelangt, daß es für die einzelnen Tierarten sogenannte „physiologisch ausgeglichene Salzlösungen“ gibt, die eine Reihe verschiedener Salze enthalten müssen, und die als Ganzes auf den lebenden Organismus keinerlei schädigende Wirkung ausüben. Der schädigende Einfluß tritt aber in vielen Fällen — bei stenohalinen Tieren — sofort in Erscheinung, wenn die Zusammensetzung der ausgeglichenen Lösung geändert wird: das physiologisch ausgeglichene wird dann zu einem unausgeglichenen Salzgemisch, dessen Wirkung mit der eines „Giftes“ verglichen werden kann. „Für eurhyaline Tiere können Salzlösungen auch dann noch als physiologisch ausgeglichen gelten, wenn sie in ihrer quantitativen und qualitativen Zusammensetzung aus den einzelnen Salzen innerhalb weiterer Grenzen schwanken“ (STEMPELL und KOCH, 1916).

In diese Versuchskategorie gehören auch die im 1. Teil der Arbeit wiedergegebenen eigenen Versuche über die Wirkung der verschiedenen Salze und Salzgemische auf die postembryonale Entwicklung von *Culex pipiens*. Es sei aber auch an dieser Stelle nochmals bemerkt, daß mit diesen Salzwasserversuchen ursprünglich kein Selbstzweck verfolgt wurde, sondern daß es sich lediglich um Vorversuche für die Submersionsuntersuchung handelte.

Nur der Vollständigkeit halber sei schließlich noch auf eine letzte Kategorie von Salzwasserversuchen hingewiesen, bei denen es sich entweder um Feststellung der Wirkung einer Salzlösung auf ein bestimmtes Organ des Tieres, bzw. ein Organell eines Protozoons

(z. B. die pulsierende Vakuole [HARTOG (1888), DEGEN (1905), ZÜLZER (1910), STEMPELL (1914)]) handelt, oder bei denen ein Ersatz der Körperflüssigkeit durch Salzlösungen in Frage kommt [RINGER, LOCKE (1894; 1900), BAGLIONI (1907), FÜHNER (1908), GÖTHLIN (1902)¹⁾]. Hierher gehören denn schließlich auch noch solche Versuche, bei denen man indirekt den Salzgehalt der Gewebszellen und Körperflüssigkeiten durch Verfütterung von Salzen zu beeinflussen sucht [Calcium-Verfütterung: R. EMMERICH u. O. LOEWE (1915)]. Diese Versuche führen aber so weit von den eigenen Untersuchungen ab, daß ein weiteres Eingehen auf die umfangreiche Literatur überflüssig erscheint.

A. Züchtungsversuche.

I. Technik der Züchtungsversuche.

Ehe wir nun auf eine Besprechung der einzelnen Versuche eingehen, soll vorausgeschickt werden, daß bei den Züchtungsversuchen in erster Linie auf die Feststellung Wert gelegt wurde, ob in dem betreffenden Medium eine postembryonale Entwicklung (Wachstum der Larven, Übergang vom Larven- zum Puppenstadium, Ausschlüpfen einer Imago) möglich ist oder nicht. Denn diese Beobachtungen sind m. E. für die Beurteilung der Schädlichkeit einer Salzlösung von viel größerem Werte, als die Angaben, die sich lediglich darauf beziehen, ob das Tier in dem betreffenden Medium eine bestimmte Anzahl von Tagen leben kann oder nicht. Um aber den Einfluß des Mediums auf die postembryonale Entwicklung richtig beurteilen zu können, wurde eine genaue Nachprüfung der in der Literatur vorhandenen Angaben über die normale Puppenzeit von *Culex pipiens* notwendig. Daher wurden nicht nur Salzwasserversuche, sondern auch Züchtungsversuche in Süßwasser unter verschiedenen Bedingungen angestellt.

Die ausnahmslos zu sämtlichen Versuchen benutzten Larven von *Culex pipiens* sind ja in der Zeit von Mitte Mai bis Ende Oktober in großen Mengen leicht zu beschaffen; sie können aber auch gut einige Zeit in Laboratoriumsaquarien gehalten werden.

2 Gruppen von Versuchen wurden angestellt:

a) Züchtungen im Freiwasserbecken.

1) Vgl. die „Übersicht der physiologischen Ersatzflüssigkeiten“ bei TSCHERMAK, p. 126, 127.

Zu diesem Zwecke wurden die Larven einzeln in Glaszylinder gebracht, deren unteres Ende mittels feiner Planktongaze zugebunden war. Auf diese Weise bestand wohl die Möglichkeit, daß Wasser und Nannoplanktonen durch den Boden in das Gefäß eindringen, die Larve selbst konnte aber die Röhre nicht verlassen. 12 solcher Versuchsgläser wurden in einen Holzständer gehängt, der mittels großer Korkstücke auf dem Wasser schwimmend erhalten wurde. Die Zylinderenden ragten mit ihrem offenen Ende mehrere Zentimeter aus dem Wasser heraus, so daß es auch der Larve nach oben hin nicht möglich war zu entkommen. Zudem wurde während der Verpuppungszeit das obere Zylinderende mit einem Wattepfropf leicht verschlossen.

b) Züchtungen im Laboratorium.

Bei diesen Versuchen wurden 2 Versuchsreihen unterschieden:

1. „Fütterungsversuche“,
2. „Hungerversuche“.

In beiden Fällen wurden die Tiere einzeln in Bechergläsern gehalten mit je 200 ccm Versuchsflüssigkeit. Im Falle 1 enthielt das Wasser verschiedene Nahrungspartikelchen, im Falle 2 bestand die Versuchsflüssigkeit entweder aus destilliertem Wasser oder aus einer Salzlösung, auf jeden Fall ohne jeden Zusatz eines Nahrungstoffes. Als Salzlösungen wurden Normallösungen verwandt, die mit destilliertem Wasser hergestellt und dann entsprechend verdünnt wurden. An Salzen wurden — wie oben bereits angegeben — benutzt: NaCl , KCl , MgCl_2 , CaCl_2 , Na_2SO_4 , K_2SO_4 , MgSO_4 , KNO_3 , NaNO_3 und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$.

Nachdem 200 ccm einer solchen Salzlösung in ein Becherglas gefüllt waren, wurde die Höhe des Wasserspiegels außen am Glase genau markiert und dann die Larve eingesetzt. Natürlich hätte bei Versuchen, die viele Tage oder Wochen dauerten, die Konzentration der Salzlösung in dem Maße zunehmen müssen, wie das Wasser verdunstete. Um aber diesen Fehler so viel wie möglich auszugleichen, wurde die Versuchsflüssigkeit dadurch möglichst konstant erhalten, daß sie öfters mit Aqua destillata bis zur Marke aufgefüllt wurde. Das Beste wäre vielleicht gewesen, jeden Tag das Versuchswasser zu erneuern. Da jedoch gleichzeitig meist 70–80 Versuche im Gange waren, so war dies rein technisch nicht zu ermöglichen, zumal mir von manchen Salzen infolge der Kriegsverhältnisse leider nur bescheidene Mengen zur Verfügung standen. Andererseits sollte auch die Versuchsanordnung nicht in der Weise

abgeändert werden, daß gleichzeitig in einem Versuchsglas mehrere Individuen beobachtet wurden, wie das z. B. HIRSCH (l. c.) tat. Denn in einer Einzelzucht kann natürlich das Verhalten der Tiere leichter und viel einwandfreier beobachtet werden, und Häutungen, sowie die Dauer der Puppenzeit lassen sich nur so genau feststellen.

Das Verhalten der Larven in den verschiedenen Medien ist für jede Versuchsgruppe graphisch dargestellt worden. Die Zeichnungen sind folgendermaßen zu verstehen:

Die x-Achse gibt den Zeitpunkt an, in dem entweder der Tod oder die Verpuppung der Larve eintritt. Von der x-Achse nach unten ist die Dauer des Larvenlebens in Tagen eingetragen, nach oben diejenige des Puppenlebens. Da die Puppenzeit eine Fortsetzung der Larvenzeit darstellt, so ist als Ausgangspunkt des Versuches das untere Ende der Ordinate anzusehen, als Endpunkt das obere. Ein ○ auf der x-Achse bedeutet Verpuppung, ein ◎ am Ende der Puppenzeit Imagobildung, ein — während des Larvenlebens eine Häutung, ein × das Eintreten des Todes. Die Larvenzeit erreicht nun aber manchmal derart hohe Werte, daß eine graphische Darstellung dieser Zahlen in den gewählten Einheiten nicht möglich ist. In allen diesen Fällen ist dann am unteren Endpunkt der die Zeit des Larvenlebens darstellenden Ordinate angegeben, wieviel Tage die Larve bis zur Erreichung dieses Punktes bereits in derselben Lösung gelebt hat. Wenn während dieser nicht graphisch dargestellten Zeit bereits eine Häutung stattgefunden hat, so ist durch eine an derselben Stelle in Klammern stehenden Zahl angegeben, wieviel Tage von Versuchsbeginn bis zu dieser Häutung vergangen sind.

In Fig. G (S. 221) z. B. bedeutet die am rechten Ende der Zeichnung stehende Gerade: das Tier lebte $6 + 30 = 36$ Tage als Larve in dem Versuchsmedium; 1 Tag nach Versuchsbeginn fand eine Häutung statt. Am 36. Tag ging die Larve ein. Die danebenstehende Gerade läßt erkennen, daß ein anderes Versuchstier in demselben Medium 20 Tage als Larve lebte, daß 1 Tag nach Versuchsbeginn eine Häutung stattfand, daß am 20. Tage eine Verpuppung eintrat und nach weiteren 5 Tagen eine lebensfähige Imago ausschlüpfte. Wäre die Larve während der Verpuppung, bzw. die Imago während des Ausschlüpfens zugrunde gegangen, dann wäre in den die Puppe charakterisierenden Kreis, bzw. den die Imago kennzeichnenden

Doppelkreis ein Kreuz eingezeichnet worden, wie z. B. bei $\frac{n}{8}$ in Figur. G. Die dick schwarz gezeichneten Linien stellen die Mittelwerte der Lebensdauer aller in derselben Konzentration untersuchten Tiere dar. Für eine Berechnung dieser Mittelwerte mußte natürlich zu dem Larvenleben auch immer die Zeit des Puppenlebens hinzugezählt werden, wenn das Tier nicht schon auf dem Larvenstadium zugrunde ging.

II. Fütterungsversuche.

a) Züchtungsversuche unter natürlichen Bedingungen.

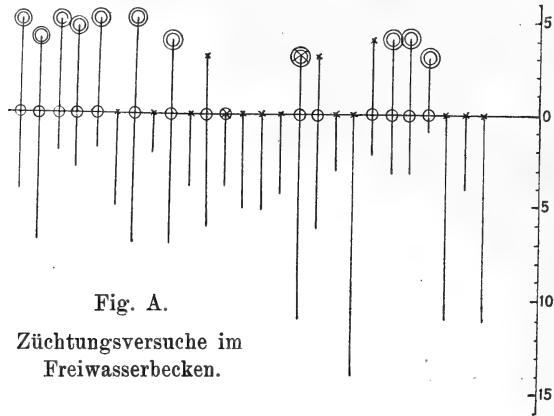
Versuch 1.

Zu diesen Versuchen wurden durchweg „große“ Larven genommen, d. h. Larven, die vor der letzten Häutung, also vor der Verpuppung standen; denn es sollte bei dieser Gelegenheit vor allem die Dauer der Puppenzeit festgestellt werden unter Bedingungen, wie sie in ganz ähnlicher Weise in der Natur vorhanden sind. Die Tiere wurden, wie in Kapitel I angegeben, im Freiwasserbecken gehalten, das mit Regenwasser gespeist wird, und das reichliches Pflanzen- und Tiermaterial enthält. Als Futter wurden ihnen außer den an und für sich im Wasser vorhandenen Nahrungspartikelchen kleine Algenstückchen verabreicht. Die Tiere waren natürlich allen Temperaturschwankungen des Wassers unterworfen, eine Tatsache, die sich von ausschlaggebender Bedeutung, vor allem für die Puppenzeit, erwies. Kontrolliert wurden die Versuche morgens, mittags und abends.

Von 26 so beobachteten Larven gingen 11 zugrunde ohne zur Verpuppung geschritten zu sein. Die Zeit des vorher beobachteten Larvenlebens war eine verschieden lange, wie aus Fig. A zu ersehen ist. Von den 15 Puppen war 1 sofort tot, 3 weitere gingen ebenfalls ein, ohne zur Imagobildung zu kommen. Die übrigen 11 bildeten Imagines, wovon jedoch 1 nicht ganz ausschlüpfte, sondern dabei einging. Die anderen 10 schlüpften normal aus nach einer verschieden langen Puppenzeit. Dieselbe schwankte zwischen 3 und 5 Tagen.

Als Grund für die so verschiedene lange Puppenzeit können rein theoretisch folgende Punkte angegeben werden:

1. Die Zeitdauer, die das Tier als Larve in dem Versuchsglas zugebracht hat.
2. Die Temperatur während des Versuchs.



ad 1. Stellt man die zu gleich langen Puppenzeiten gehörenden Zahlen für die Zeitdauer des beobachteten Larvenlebens in den Versuchsgläsern zusammen und berechnet daraus die Durchschnittswerte, so erhält man folgende Tabelle:

Tabelle 1.

	Puppenzeit	Dauer der beobachteten Larvenlebens	Mittelwert daraus
Serie I	5	2	} 3,5
	5	3	
	5	2	
	5	7	
Serie II	4	4	} 4,5
	4	7	
	4	7	
	4	3	
	4	3	
	4	3	
Serie III	3	6	} 6,7
	3	13	
	3	1	

Nach den sich ergebenden Durchschnittswerten könnte man annehmen, daß die Dauer der Puppenzeit zu der des beobachteten

Larvenlebens im umgekehrten Verhältnis stände, daß also die Tiere am längsten als Puppen lebten, die bei den Versuchen am schnellsten vom Larven- zum Puppenstadium übergegangen seien und umgekehrt. Die bei Versuchsbeginn in ihrer Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen Larven müßten also dann die längste Puppenzeit durchgemacht haben. Wir wagen jedoch nicht, diese rechnerisch gefundenen Werte als Ausdruck der wirklichen Verhältnisse anzusehen, sondern bewerten sie vielmehr als reine Zufallsergebnisse. Denn die tatsächlich beobachteten Larvenzeiten weichen in den einzelnen Serien derart voneinander ab und schwanken in solchen weiten Grenzen um den gefundenen Mittelwert, daß wir im Gegenteil vielmehr zu der Ansicht neigen, daß die Zeitdauer, die die Larve in dem Versuchsgläse zugebracht hat, für die Dauer des Puppenstadiums bedeutungslos ist. (Besonders deutlich geht diese Tatsache aus Serie III der Tabelle hervor.)

ad 2. Die 26 Versuche wurden in 3 Gruppen mit Larven von 3 verschiedenen Fundorten zu 3 verschiedenen Zeiten angestellt.

Während die 12 Tiere der 1. Versuchsgruppe beobachtet wurden, war das Wetter durchweg kühl. Die 6 Versuche der 3. Gruppe wurden bei anfangs warmem, später allerdings kühlerem Wetter ausgeführt. Bei Anstellung der 2. Versuchsgruppe wurde leider kein Protokoll über die Temperatur aufgenommen; da diese Versuche aber zeitlich zwischen die 1. und 3. Versuchsgruppe fielen, so ist anzunehmen, daß es sich um warme Temperatur handelte. In der ersten Versuchsgruppe betrug die Puppenzeit im Durchschnitt 4,7 Tage in der zweiten 3 Tage, in der dritten 3,7 Tage. Man darf, obgleich es sich natürlich dabei um relativ wenige Versuche handelt, doch wohl daraus den Schluß ziehen, daß Beziehungen bestehen zwischen der längsten Puppenzeit und der kühlen Temperatur (Versuchsgruppe 1), der kürzesten Puppenzeit und der warmen Temperatur (Versuchsgruppe 2) und schließlich der mittleren Puppenzeit und der schwankenden Temperatur (Versuchsgruppe 3). Dieses sich speziell auf die Dauer des Puppenstadiums beziehende Ergebnis bestätigt in seinem Teil die Allgemeinangaben über die Bedeutung der Temperatur für die Dauer der postembryonalen Entwicklung, wie wir sie bei den verschiedenen Autoren finden; so sagt GRÜNBERG (1910): „Die Entwicklung vom Ei bis zur Imago dauert je nach der Gunst der Witterung 2—4 Wochen, die Puppenruhe nur 2—4 Tage.“

Befremdlich scheint auf den ersten Blick, daß eine so große Zahl Larven vor der Verpuppung zugrunde geht. Doch wenn man damit die Funde im Freien vergleicht, so ist das Ergebnis kaum als anormal anzusehen. Denn man findet auch in den von *Culex*-Larven bewohnten Tümpeln stets eine ziemlich erhebliche Menge toter Larven. Die einmal zur Verpuppung gelangten Larven scheinen widerstandsfähiger gegen schädigende Einflüsse zu sein und zum größten Teil zur Imagobildung zu gelangen. Ein Grund für dieses Verhalten ist vielleicht darin zu suchen, daß für die Puppen keine Möglichkeit des Futtermangels bestehen kann, da sie ja während des Puppenstadiums überhaupt keine Nahrung aufnehmen. Für die Larven kann aber — wenn auch wohl relativ selten — doch gelegentlich der Fall eintreten, daß sie nicht genügend Nahrungsmittel finden und aus Unterernährung zugrunde gehen. (Untersuchungen über das verschiedenartige Verhalten von Larven und Puppen äußeren Einflüssen [Chemikalien] gegenüber, sind übrigens im Gang.)

Die Ergebnisse aus Versuch 1 lassen sich im Hinblick auf die zuletzt besprochenen Tatsachen auch folgendermaßen zusammenstellen:

Es gingen ohne Weiterentwicklung ein:

von den Larven	42 %
von den Puppen	27 %
von den Imagines	9 %;

d. h. mit anderen Worten: Von den ursprünglich für den Versuch bestimmten Larven gingen ohne Weiterentwicklung, also ohne zum Puppenstadium zu gelangen, zugrunde: 42 %. Von den entstandenen Puppen (58 % der ursprünglichen Zahl der Versuchstiere) gingen schon bei der Verpuppung, sofort nach derselben oder im Laufe des Puppenstadiums ein: 27 %. Die übrigen 73 % der Puppen entwickelten sich somit zu Imagines. Von den entstandenen Imagines gingen 9 % bei oder unmittelbar nach der Imagobildung ein.

Stellt man eine entsprechende Berechnung nicht für den summarischen Versuch, sondern für die einzelnen Versuchsgruppen an, so ergeben sich folgende Werte:

Es gingen ohne Weiterentwicklung ein:

bei der Versuchsgruppe I:

von den Larven	25 %
von den Puppen	22 %
von den Imagines	0 %;

bei der Versuchsgruppe II:

von den Larven	63 %
von den Puppen	67 %
von den Imagines	100 %;

bei der Versuchsgruppe III:

von den Larven	50 %
von den Puppen	0 %
von den Imagines	0 %.

Die in den Versuchsgruppen I und III benutzten Larven wurden aus typischen Schmutzwassertümpeln herausgefangen, die reichlich Nahrungsstoffe enthielten. Die Larven, die für die Versuche der II. Gruppe verwandt wurden, stammten aus einer relativ klaren Wasser enthaltenden Regentonne, in der die Larven eine Art Hungerdasein fristeten. Die Verschiedenartigkeit in dem Ernährungszustand läßt sich in obigen Zahlen erkennen. Während in den Gruppen I und III, in denen gut genährte Larven untersucht wurden, 42 bzw. 50 % der Tiere zugrunde gehen, sterben in Gruppe II alle Individuen. (Die einzige Imago, die zur Entwicklung kommt, stirbt während des Ausschlüpfens.)

Der physiologische Zustand der Larven vor der Überführung in die Versuchsgläser, muß also bei Beurteilung der nachfolgenden Entwicklung als wesentlicher Faktor mit in Rechnung gestellt werden. Deshalb wurden zu sämtlichen übrigen Versuchen nur Larven aus demselben Tümpel verwandt.

b) Züchtungsversuche im Laboratorium mit Imaginesfütterung.

Versuch 2.

Es wurden im ganzen 11 Einzelversuche angestellt. Dabei wurde dem Versuchswasser eine willkürlich bestimmte Menge (etwa 0,3 g in 200 ccm destillierten Wassers) eines Breies aus zerriebenen *Culex*-Imagines zugefügt.

Es handelte sich um — gelegentlich anderer Arbeiten angestellte — Versuche, durch die erprobt werden sollte, ob die in den Imagines vorhandenen Stoffwechselendprodukte eine schädigende Wirkung auf die postembryonale Entwicklung der Larven auszuüben vermögen, wenn die genannten Substanzen

dem die Larven umgebenden Medium zugesetzt werden. Die Untersuchungen, die natürlich aus dem eigentlichen Rahmen dieser Arbeit herausfielen und deshalb auch nicht weiter verfolgt wurden, schließen sich den Forschungen über die Genese des natürlichen Todes an. Wir nehmen ja heute an, daß „ebenso wie die Protistenzelle... auch die Metazoenzelle unter dem Einfluß der in ihr selbst und dem sie umgebenden Medium allmählich immer reichlicher auftretenden Stoffwechsel-Endprodukten schließlich in ihrer normalen Funktion gehindert“¹⁾ wird und so dem Tode verfällt. Gerade in letzter Zeit ist von verschiedenen Autoren (LIPSCHÜTZ (1915) u. a.) auf dieses allgemein-physiologische Problem hingewiesen worden, so z. B. von ZLATAROFF (1916), der Samen von *Cicer arietinum* über verschiedenen Lösungen von Stoffwechsel-Endprodukten (Harnstoff,

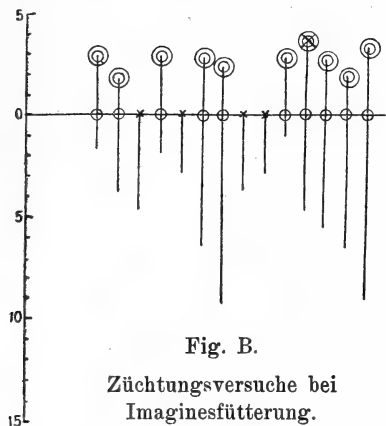


Fig. B.

Züchtungsversuche bei
Imaginesfütterung.

Ammoniak usw.) und über einer Lösung eines Extraktes aus etwa einen Monat alten etiolierten Keimlingen heranzog und dabei Hemmungen im Wachstum der Keimlinge feststellte. —

Die Resultate, die bei den Versuchen erzielt wurden, waren entschieden günstiger, als die bei den Versuchen im Freiwasserbecken. Ein ungünstiger Faktor wurde ja auch so gut wie ganz ausgeschaltet: ein erhebliches Schwanken der Temperatur. Die

Puppenzeit schwankte im Laboratorium zwischen 2 und 4 Tagen (s. Fig. B), war also durchschnittlich 1 Tag kürzer, als die im Freiwasserbecken. Die prozentualen Angaben für die zugrunde gegangenen Larven, Puppen und Imagines lauten folgendermaßen:

Es gehen ohne Weiterentwicklung ein:

von den Larven	27 %
von den Puppen	0 %
von den Imagines	13 %

Bei einem Vergleich der prozentualen Ergebnisse von Versuch 2 und 1 ergibt sich, daß die Entwicklungsbedingungen im Laboratorium

1) Zitiert nach KOCH, Über den Tod, in: Aus der Natur, Jg. 1917, p. 308.

und bei Imagines-Fütterung günstiger sind, als im Freiwasserbecken. Am deutlichsten geht das wohl daraus hervor, daß von den 26 Larven in Versuch 1 sich 10 lebenskräftige Imagines, d. h. 38 % der Versuchstiere, entwickeln, während in Versuch 2 die entsprechende Zahl 64 % entspricht. Von einer schädigenden Wirkung der mit den Imagines dem Versuchswasser zugesetzten Stoffwechsel-Endprodukte auf die Larven konnte also nichts festgestellt werden.

III. Hungerversuche.

a) Unterschied zwischen den zu den Versuchen benutzten „großen“ und „kleinen“ Larven.

Wie in der Einleitung bereits hervorgehoben worden ist, sind „große“ und „kleine“ Larven in die auf ihre Wirkung zu prüfenden Medien „überführt“ worden. Bekanntlich machen die Culiciden als Larven 3 Häutungen durch, so daß man 4 Larvenstadien unterscheiden kann. Als „große“ Larven wurden Tiere auf dem Larvenstadium IV bezeichnet; sie hatten also sämtliche Larvenhäutungen hinter sich und standen vor der Verpuppung. Die Gesamtlänge solcher Tiere beträgt 4,7–7,5 mm, die Länge der Atemröhre im Durchschnitt 1,65 mm. Es war somit möglich, auf Grund dieser — durch eine Reihe von Versuchen ermittelten — Maße stets „große“ Larven zu finden. Normalerweise liegt zwischen der letzten Larvenhäutung und der Verpuppung ein Zeitraum von etwa 5 Tagen.

„Kleine“ Larven von durchschnittlich 3,3–4,1 mm Länge standen dem III. Larvenstadium, hatten also noch eine Larvenhäutung vor der Verpuppung durchzumachen. In einigen wenigen Fällen wurden auch Tiere, die auf dem II. Larvenstadium standen (2,4–3 mm) zu Versuchen benutzt.

b) Destilliertes Wasser als Zuchtungsmedium.

Versuch 3.

Da wir uns nicht dazu entschließen konnten, die Larven während der Zuchtungsversuche in Salzwasser zu füttern, weil dadurch die chemische Zusammensetzung des Wassers in weit höherem Maße beeinflußt worden wäre, als dies an und für sich

schon durch die Anhäufung von Stoffwechsel-Endprodukten geschieht, so mußte zuerst die Entwicklungsmöglichkeit der Larven in Aqua destillata untersucht werden.

Es liegen in dieser Hinsicht bereits Versuche von KOCH vor, die allerdings andere Zwecke verfolgt haben. Da KOCH mit physiologisch wenig widerstandsfähigen Tieren (aus der Regentonnen) und nebenbei auch mit sehr kleinen Wassermengen arbeitete, so gelangte keine der von ihm benutzten Larven zur Verpuppung. Meine Versuche führten zu dem folgenden Ergebnis:

Es gingen ohne weitere Entwicklung ein:

von den Larven 63 %

von den Puppen 50 %

von den Imagines 0 %.

Das in diesen Zahlen enthaltene Resultat ist natürlich weitaus ungünstiger, als das bei den Fütterungsversuchen 1 und 2. Während bei diesen Versuchen 38 bzw. 64 % der Tiere zu lebenden Imagines

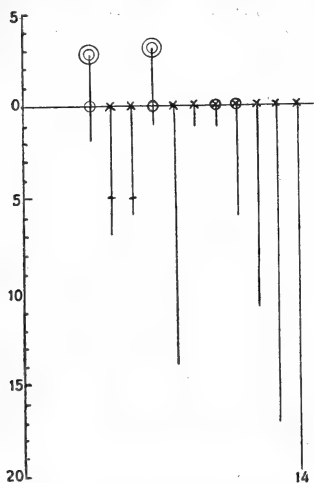


Fig C. Züchtungsversuche in destilliertem Wasser.

werden, geschieht dies hier nur in 18 % der Fälle. Zur Imagobildung gelangen überhaupt nur solche Individuen, die bei Versuchsbeginn unmittelbar vor der Verpuppung stehen, höchstens 2,6 Tage davon entfernt sind.

Bei diesen Versuchen machten wir zum erstenmal die auffallende Beobachtung, daß Larven in einer „Hungerkultur“, d. h. in Aqua destillata (und dasselbe gilt von den noch zu besprechenden Zuchtversuchen in Salzwasser) so lange oder noch länger leben können, als normalerweise die gesamte postembryonale Entwicklung dauert.

Natürlich stehen bei diesen Versuchen den Larven Bakterien als Futter zur Verfügung, die sich im Laufe des Versuchs, oft in Form einer deutlichen Kahmhaut, ansiedeln. — In diesem Aqua-destillata-Versuch betrug die längste Lebensdauer, die eine Larve erreichte, 34 Tage, übrigens eine Zahl, die in den Salzwasserversuchen noch bei weitem übertroffen worden ist.

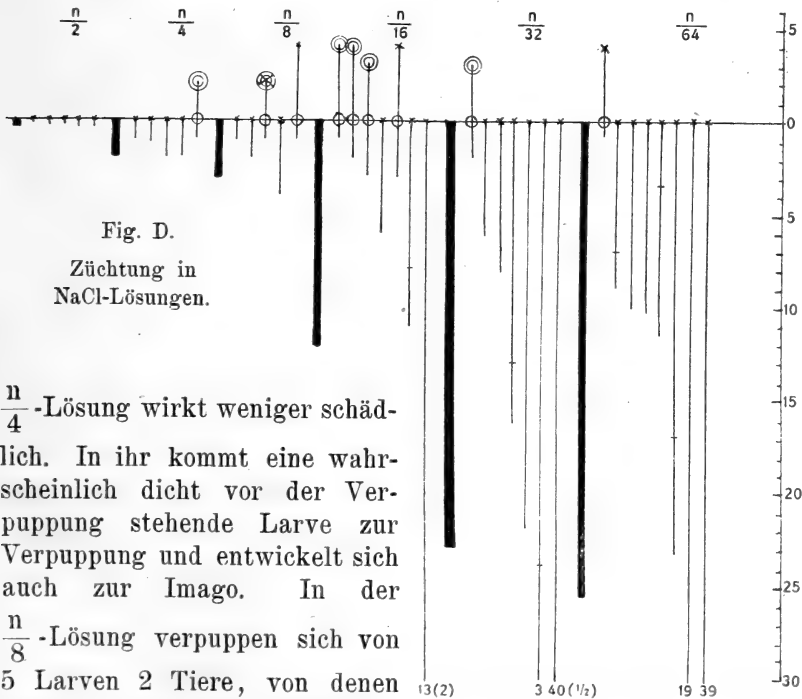
c) Salzwasser als Züchtungsmedium.

Nach diesen vorbereitenden Untersuchungen konnte nun zu den Züchtungsversuchen in Salzwasser übergegangen werden. Im allgemeinen wurden die Salze in folgender Form angewandt:

als $\frac{n}{2}$ -, $\frac{n}{4}$ -, $\frac{n}{8}$ -, $\frac{n}{16}$ -, $\frac{n}{32}$ - und $\frac{n}{64}$ -Lösungen.

1. NaCl. Versuch 4.

Aus Fig. D ersieht man, daß die $\frac{n}{2}$ -Lösung ein individuell verschiedenes Verhalten der Larven nicht zuläßt. Die Tiere sterben in dieser Konzentration alle nach 3–4 Stunden. Doch schon die



$\frac{n}{4}$ -Lösung wirkt weniger schädlich. In ihr kommt eine wahrscheinlich dicht vor der Verpuppung stehende Larve zur Verpuppung und entwickelt sich auch zur Imago. In der $\frac{n}{8}$ -Lösung verpuppen sich von 5 Larven 2 Tiere, von denen das eine eine Imago liefert, die allerdings während des Ausschlüpfens zugrunde geht. Der Durchschnitt der Lebensdauer ist 1,2 Tage länger, als in der $\frac{n}{4}$ -Lösung. Weitaus günstigere Bedingungen für die Entwicklung bietet die

$\frac{n}{16}$ -Lösung, in der von 7 Tieren 4 „große“ Larven zu Puppen und 3 davon zu Imagines werden. Die Lebensdauer beträgt im Durchschnitt etwas mehr als 12 Tage. Eine der „kleinen“ Larven lebt nach einmaliger Häutung noch 41 Tage in der Lösung. Diese anormal große Verlängerung des Larvenlebens auf einer Entwicklungsstufe (d. h. ohne Häutung) nimmt mit abnehmender Konzentration der Salzlösung noch zu, so daß wir in der $\frac{n}{32}$ -Lösung als Maximum 70 und in der $\frac{n}{64}$ -Lösung 69 Tage für das Larvenleben erhalten. Es tritt in diesem Falle allerdings keine Verpuppung ein, wohl aber bei einem Tier, das als Larve nur 2 Tage in dieser Konzentration lebt, und das es auch bis zur Imagobildung bringt. In der $\frac{n}{64}$ -Lösung tritt eine Verpuppung, aber keine Imagobildung ein. Die „großen“ Larven gehen ohne Weiterentwicklung zugrunde. Die Mittelwerte der Lebensdauer in $\frac{n}{32}$ und $\frac{n}{64}$ NaCl unterscheiden sich um den relativ kleinen Betrag von $2\frac{1}{2}$ Tagen. Wesentliche Unterschiede im Verhalten der Larven treten also bei diesem Konzentrationsunterschied mithin nicht auf, wenn wir auch bei Betrachtung des ganzen NaCl-Versuchs ein Aufsteigen der Mittelwerte bei fallenden Konzentrationen beobachten können.

2. KCl. Versuch 5.

Ein anderes Bild zeigt KCl als Züchtungsmedium. KCl wirkt weit ungünstiger auf die Larven ein, als NaCl, was aus einem Vergleich der Figg. E und D ohne weiteres ersichtlich ist. Abgesehen von der $\frac{n}{2}$ -Lösung, bei der die Zahlen ungefähr miteinander übereinstimmen, sind die Mittelwerte für KCl bedeutend kleiner, als die entsprechenden Werte für NaCl. Eine Imagobildung tritt hier erst bei $\frac{n}{16}$ ein. Auffallend ist, daß der Durchschnittswert bei $\frac{n}{32}$ größer ist, als bei $\frac{n}{64}$. Allerdings wird das Ergebnis wesentlich durch eine sehr lange Lebenszeit von 57 Tagen in der $\frac{n}{32}$ -Lösung bedingt. Aber selbst, wenn man diesen Wert unberücksichtigt läßt,

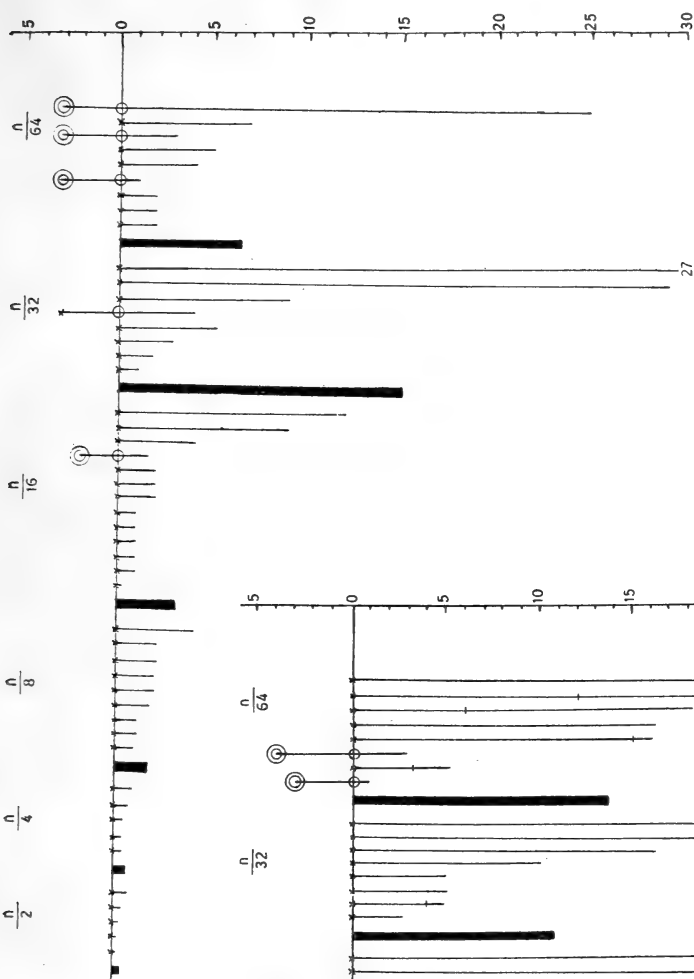


Fig. E.
Züchtung in KCl-Lösungen.

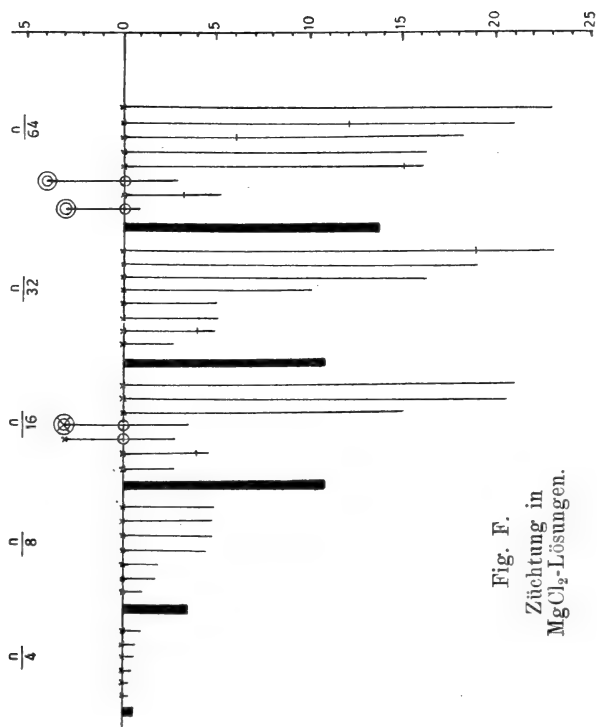


Fig. F.
Züchtung in
 $MgCl_2$ -Lösungen.

erhält man eine mittlere Lebensdauer für die $\frac{n}{32}$ -Lösung von 8 Tagen, also einen Wert, der immer noch $1\frac{1}{2}$ Tag größer ist, als der Mittelwert für die $\frac{n}{64}$ -Lösung. Es sei schließlich noch auf die Tatsache hingewiesen, daß in der $\frac{n}{64}$ -Lösung eine — im Protokoll als „klein“ bezeichnete — Larve nach 25 Tagen zur Verpuppung gelangt, ohne daß vorher eine Häutung des Tieres beobachtet werden konnte. Aus dieser Puppe schlüpft nach 3 Tagen eine lebensfähige Imago aus.

3. $MgCl_2$. Versuch 6.

Bei Anwendung von $MgCl_2$ nehmen die Mittelwerte für die Lebensdauer umgekehrt proportional den Konzentrationen zu. Für die $\frac{n}{16}$ - und $\frac{n}{32}$ -Lösung sind diese Größen annähernd gleich. Zur Imago-bildung kommt es erst in der schwächsten der angewandten Konzentrationen. In der $\frac{n}{16}$ -Lösung verpuppen sich zwar auch schon 2 Larven, sie bilden aber keine lebensfähigen Imagines. „Kleine“ Larven kommen im Magnesiumchlorid nicht zur Verpuppung; bei einigen von ihnen konnte zwar eine Häutung beobachtet werden, die Tiere gingen aber dann nach verschieden langen Zeiten sämtlich ein.

4. $CaCl_2$. Versuch 7.

Über die Wirkung von $CaCl_2$ auf die postembryonale Entwicklung von *Culex pipiens* können wir leider kein abschließendes Urteil abgeben, da dieses Salz nur in der $\frac{n}{2}$ - bis $\frac{n}{32}$ -Lösung angewandt wurde. Die Versuche mit $CaCl_2$ wurden zeitlich an erster Stelle angestellt, und zwar hatten wir uns damals noch nicht dazu entschlossen, überhaupt schwächere Konzentrationen als eine $\frac{n}{32}$ -Lösung anzuwenden. Wie sich später, bei Bearbeitung des Materials herausstellte, wäre aber gerade in diesem Falle das Verhalten der Larven in einer $\frac{n}{64}$ -Lösung besonders interessant gewesen. Wir waren aber nicht mehr imstande, diese Versuche noch rechtzeitig nachzuholen,

so daß auf eine spätere Ergänzung dieser Versuchsgruppe verwiesen werden muß.

Für die $\frac{n}{2}$ - bis $\frac{n}{32}$ -Calciumchlorid-Lösung erhalten wir für die Lebensdauer Mittelwerte, die — wie bei NaCl und $MgCl_2$ — umgekehrt proportional dem Salzgehalt zunehmen. In der $\frac{n}{8}$ -, $\frac{n}{16}$ - und $\frac{n}{32}$ -Lösung treten Imagines auf. Im Gegensatz zu dem Verhalten der „kleinen“ Larven im Magnesiumchlorid konnte hier, und zwar in $\frac{n}{32}$ - $CaCl_2$, eine solche Larve beobachtet werden, die nach einer Häutung zur Verpuppung und Imagobildung gelangte.

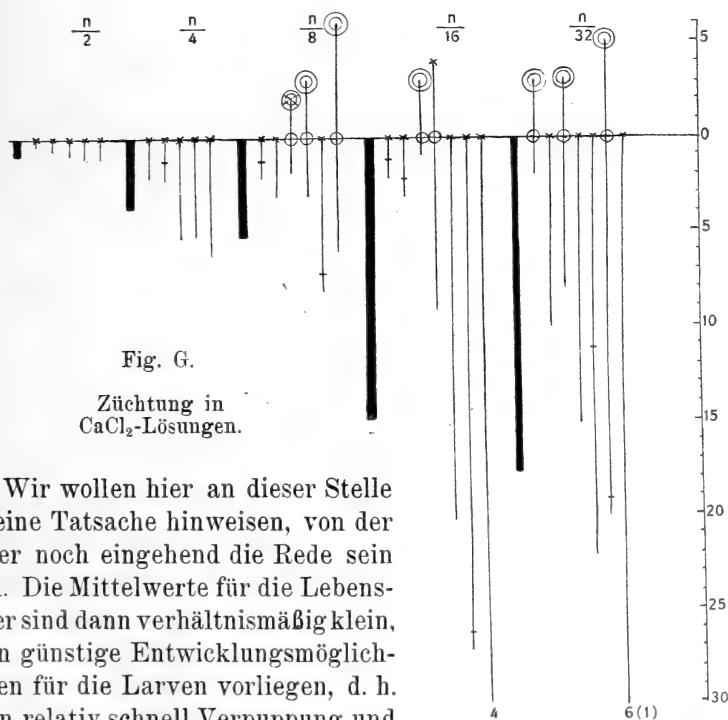


Fig. G.

Züchtung in
 $CaCl_2$ -Lösungen.

Wir wollen hier an dieser Stelle auf eine Tatsache hinweisen, von der später noch eingehend die Rede sein wird. Die Mittelwerte für die Lebensdauer sind dann verhältnismäßig klein, wenn günstige Entwicklungsmöglichkeiten für die Larven vorliegen, d. h. wenn relativ schnell Verpuppung und Imagobildung möglich sind. Erreicht die Larve in den Salzlösungen aber keine höhere Entwicklungsstufe, sondern lebt sie viele Tage, selbst Wochen, ohne sich zu verpuppen, ja ohne sich überhaupt zu häuten, so steigt natürlich der Mittel-

wert für die Lebensdauer. Dieses spricht aber nicht dafür, daß die betreffende Salzlösung als günstig anzusehen ist. Denn als günstig können wir nur ein solches Medium auffassen, in dem eine möglichst normale Entwicklung bis zur Imago stattfinden kann. Gerade in den CaCl_2 -Lösungen erreichen eine ganze Anzahl der Larven das Endstadium der Entwicklung, und deshalb sind auch die Mittelwerte für die Lebensdauer relativ niedrig. Die Beurteilung des Schädigungsgrades einer Salzlösung ist eben nur dadurch möglich, daß man die Mittelwerte für die Lebensdauer zusammen mit der Entwicklungsmöglichkeit in Betracht zieht.

5. Vergleich der Wirkungsweise der benutzten Chloride.

Bei einer vergleichenden Betrachtung der physiologischen Wirkung der Chloride wollen wir nun auf Grund der am Schlusse des vorigen Abschnittes ausgeführten Gedanken zunächst eine Zusammenstellung der erhaltenen Mittelwerte geben und dann einen Vergleich zwischen den Entwicklungserscheinungen in den einzelnen Lösungen anstellen, soweit das auf Grund des vorliegenden Materials möglich ist.

In Fig. O a (S. 231) sind die Mittelwerte für die Versuche mit Chloriden graphisch zusammengestellt. Man ersieht daraus, daß von der $\frac{n}{2}$ -bis zur $\frac{n}{8}$ -Lösung die Werte relativ nahe zusammenliegen. Für die Konzentration $\frac{n}{16}$ gilt das nur für das Calcium-, Natrium- und Magnesium-Salz. Das Kaliumchlorid bleibt mit seinem Mittelwert hinter den entsprechenden Werten für die drei übrigen Salze bedeutend zurück. Es wirkt also in dieser Stärke viel schädlicher als die anderen Chloride auf die Lebensdauer. In den $\frac{n}{32}$ -Lösungen liegen die Mittelwerte jeweils weit auseinander, und dasselbe gilt für die nächste Konzentration.

Natrium- und Magnesiumchlorid erreichen in der $\frac{n}{64}$ -Lösung ihren maximalen Wert, Kaliumchlorid aber schon in der $\frac{n}{32}$ -Lösung; denn in $\frac{n}{64}$ -KCl fällt der Mittelwert bedeutend gegen den vorhergehenden

ab. (Für $\frac{n}{64}$ CaCl_2 ist die Größe des Mittelwertes noch nicht ermittelt.)

Ein vergleichendes Urteil über den Schädigungsgrad der einzelnen Salze ist also nach diesen Ausführungen nur für eine bestimmte Konzentration möglich. Denn im graphischen Bilde geht der Anstieg der Einzelkurven nicht parallel vor sich, sondern die Linien überschneiden sich. Man kann demnach nicht behaupten — wie es vielleicht auf den ersten Blick den Anschein haben könnte —, daß z. B. das Natrium-Salz am günstigsten, das Kaliumchlorid am ungünstigsten wirkte, sondern dieses Urteil gilt nur für die Konzentration $\frac{n}{64}$.

Diejenige Salzlösung wird natürlich als günstigstes Medium im Hinblick auf die Entwicklungsmöglichkeiten zu gelten haben, in der die meisten lebensfähigen Imagines entstehen. Beim Anlegen dieses Maßstabes erheben sich aber bei Betrachtung unseres Materials insofern erhebliche Schwierigkeiten, als die Anzahl und Größe der für die einzelnen Versuche verwandten Larven stark variieren.

Wären die Züchtungen in den salzhaltigen Medien ursprünglich nicht lediglich als Vorversuche zu den Submersionsuntersuchungen angestellt worden, so hätte natürlich in jeder Konzentration dieselbe Anzahl Tiere von derselben Entwicklungsstufe gezüchtet werden müssen. Es war uns aber gerade darum zu tun, verschieden starke Konzentrationen auf Larven von verschiedenem Alter einwirken zu lassen, um so einen allgemeinen Einblick in die schädigende Wirkung der einzelnen Salzlösungen zu erhalten, weil sich erst auf dieser Grundlage ein Urteil bilden ließ, in welcher Stärke die Salze während der Submersionsversuche anzuwenden waren.

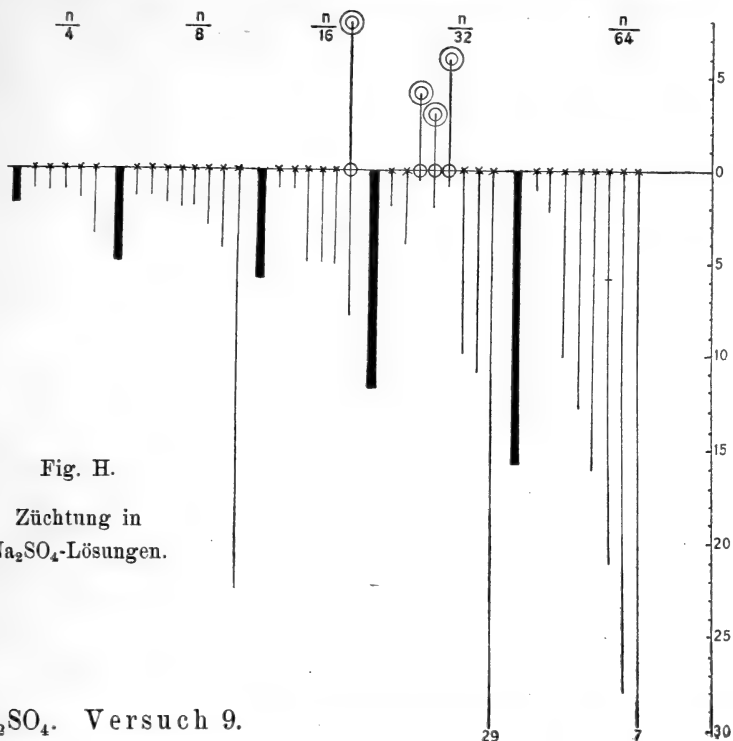
Kehren wir nach diesen Vorbemerkungen nun zur Besprechung der Entwicklungserscheinungen in den Chloriden zurück, so können wir zunächst darauf hinweisen, daß es in sämtlichen $\frac{n}{2}$ -Lösungen zu keiner Imagobildung kommt. Abgesehen von NaCl ($\frac{n}{4}$) und CaCl_2 ($\frac{n}{8}$) sind alle übrigen Salze in den Konzentrationen $\frac{n}{4}$ und $\frac{n}{8}$ zur Imagobildung nicht geeignet. In den $\frac{n}{16}$ -Lösungen kommt es außer bei MgCl_2 überall zur Imagobildung, am günstigsten wirkt NaCl .

Während bei diesem Salze in der folgenden Verdünnung die Zahl der Imagines abnimmt, liegen bei CaCl_2 die Verhältnisse umgekehrt. Die beiden anderen Salze zeigen erst in $\frac{n}{64}$ wieder Imagobildung. In $\frac{n}{64}$ NaCl hört die Imagobildung auf, für $\frac{n}{64}$ CaCl_2 sind die Verhältnisse noch nicht untersucht.

Summarisch betrachtet, entsteht in Natrium- und Calciumchlorid die größte Anzahl Imagines, in dem Magnesiumchlorid die kleinste, während Kaliumchlorid in dieser Beziehung einen mittleren Wert liefert.

6. Na_2SO_4 . Versuch 8.

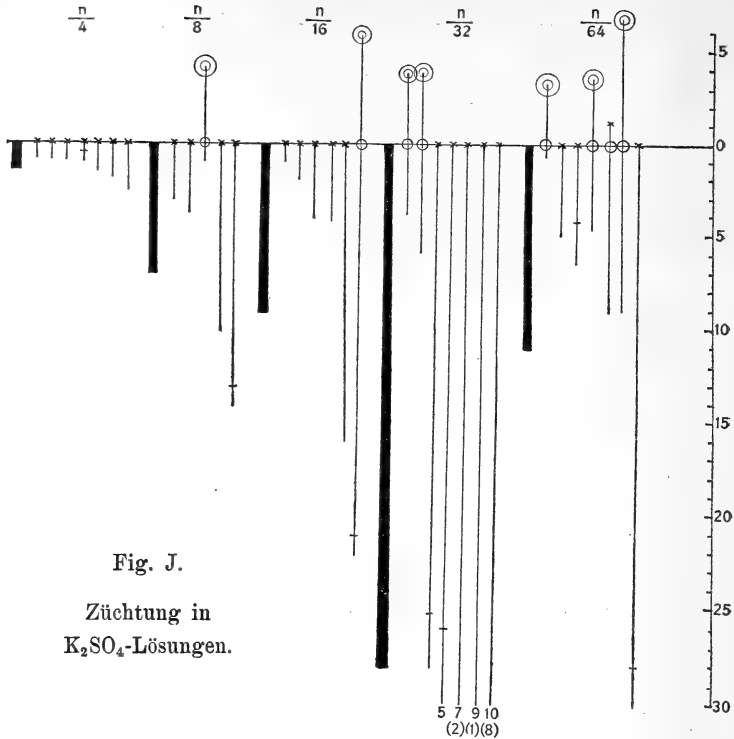
Wir wollen nun dazu übergehen, die Einwirkung der Sulfate auf die postembryonale Entwicklung zu betrachten, und zwar zunächst die Resultate, die sich bei Anwendung von Na_2SO_4 ergeben haben. Untersucht wurde die $\frac{n}{4}$ - bis $\frac{n}{64}$ -Konzentration. Ebenso wie bei Anwendung des Chlorides von Natrium werden auch hier die Mittelwerte für die Lebensdauer um so größer, je kleiner der Salzgehalt wird. Verpuppung und Imagobildung finden nur in der $\frac{n}{16}$ - und $\frac{n}{32}$ -Lösung statt, das Maximum wird in $\frac{n}{32}$ erreicht. Wir müssen wohl auch besonders darauf hinweisen, daß in $\frac{n}{16}$ Na_2SO_4 eine Puppenzeit von 8 Tagen vorliegt; das ist der höchste von uns überhaupt beobachtete Wert. RÉAUMUR berichtet zwar, daß die Puppenzeit 10–12 Tage betragen kann, aber weder im Freiwasserbecken, noch im Laboratorium sind diese Zahlen jemals in unseren Versuchen erreicht worden. Nur ein einziges Mal (in $\frac{n}{64}$) konnte bei den Natriumsulfatversuchen eine Häutung beobachtet werden, obgleich ein hoher Prozentsatz der zu den Versuchen benutzten Larven in den Protokollen als „klein“ bezeichnet ist, und obgleich die Tiere im Maximum eine Lebensdauer von 59 und 37 Tagen erreichten.



7. K_2SO_4 . Versuch 9.

In bezug auf Lebensdauer und Imagobildung wirkt das Kaliumsalz der Schwefelsäure bedeutend günstiger, als das Natriumsalz. Ähnlich wie bei KCl wird der maximale Mittelwert für die Lebensdauer (28 Tage) in $\frac{n}{32}$ erreicht; in $\frac{n}{64}$ fällt diese Größe um 17 Tage

ab. Schon in $\frac{n}{8}$ K_2SO_4 kommt es zur Imagobildung. In $\frac{n}{16}$ erhalten wir eine nicht lebensfähige Imago, deren ursprünglich als „klein“ bezeichnete Larve nach einer Häutung zur Verpuppung gelangte. Zwischen Häutung und Verpuppung liegt eine Zeit von 3 Wochen. Im übrigen konnten Häutungen verhältnismäßig oft beobachtet werden, allerdings auffallenderweise nicht bei der Larve, die die maximale Larvenzeit von 40 Tagen erreichte. In $\frac{n}{32}$ und $\frac{n}{64}$ schlüpfen Imagines aus; es handelt sich dabei aber nur um „große“ Larven, die in diesen Konzentrationen das Endziel der Entwicklung erreichen.



8. $MgSO_4$. Versuch 10.

$MgSO_4$ wirkt auf die Entwicklung verhältnismäßig ungünstig ein. Es schlüpft überhaupt nur eine einzige lebensfähige Imago aus, und zwar in $\frac{n}{32}$. Die Zahlen für die Mittelwerte der Lebensdauer sind ebenfalls relativ klein. Der Maximalwert wird auch in diesem Falle wieder in $\frac{n}{32}$ und nicht in $\frac{n}{64}$ erreicht. Auffallend ist der verhältnismäßig große Mittelwert in $\frac{n}{4}$; er beträgt fast drei Tage. Diese Lösung gestattet also den Larven schon in weit höherem Maße, als es die entsprechenden Konzentrationen der anderen Salze tun, sich individuell, d. h. ihrem physiologischen Zustande entsprechend, zu verhalten. Häutungen konnten verschwindend selten und zwar nur in 4 Fällen von 47 Versuchen beobachtet werden.

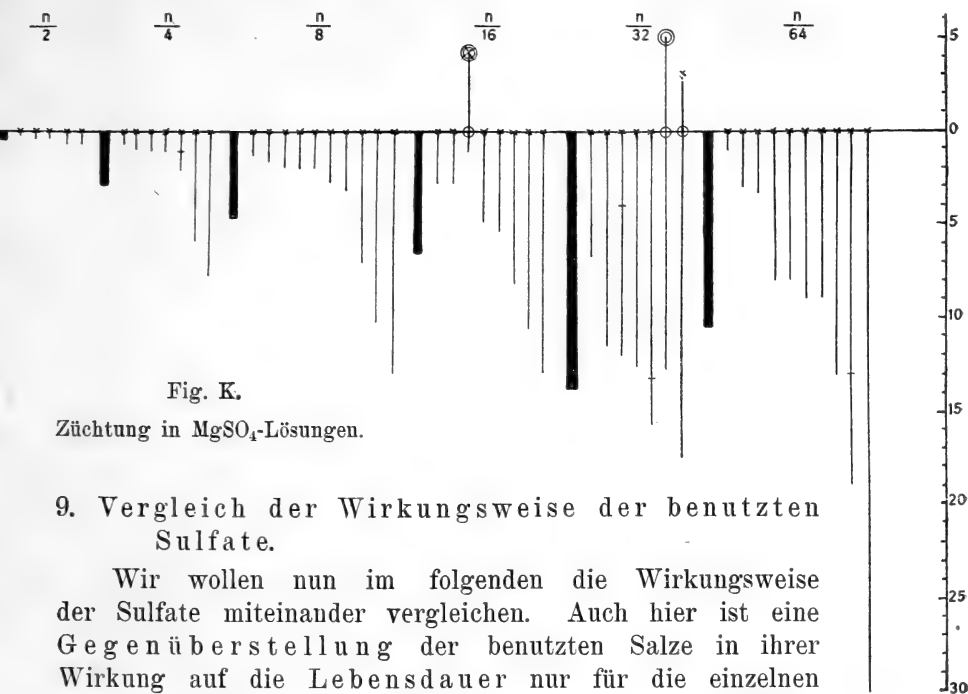


Fig. K.

Züchtung in MgSO_4 -Lösungen.

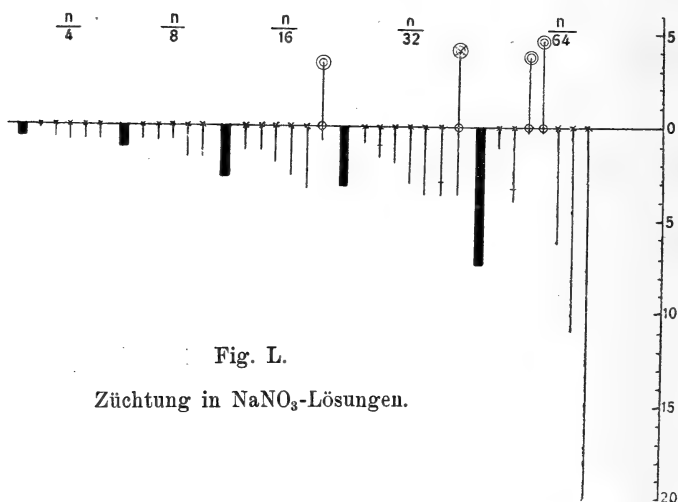
9. Vergleich der Wirkungsweise der benutzten Sulfate.

Wir wollen nun im folgenden die Wirkungsweise der Sulfate miteinander vergleichen. Auch hier ist eine Gegenüberstellung der benutzten Salze in ihrer Wirkung auf die Lebensdauer nur für die einzelnen Konzentrationen möglich. Denn wie aus der Fig. Ob (S. 231) zu ersehen ist, überschneiden sich die Kurven an den verschiedensten Punkten. Bis zur $\frac{n}{16}$ -Konzentration einschließlich liegen die Werte für die mittlere Lebensdauer ziemlich nahe zusammen. Für die $\frac{n}{32}$ -Lösungen gilt dasselbe für Natrium- und Magnesiumsulfat, hingegen steigt der Mittelwert für das Kaliumsalz bedeutend an. In $\frac{n}{32}$ liegen für K_2SO_4 und MgSO_4 die Maximalwerte, während Na_2SO_4 erst in der $\frac{n}{64}$ -Lösung die günstigsten Lebensbedingungen bietet.

In bezug auf die Entwicklungsbedingungen wirkt zweifellos das Kaliumsalz am günstigsten, dann folgt das Natrium- und an letzter Stelle das Magnesiumsalz. In den $\frac{n}{32}$ -Lösungen treten überall Imagines auf, in $\frac{n}{16}$ nur im Natrium-, in $\frac{n}{8}$ und $\frac{n}{64}$ nur im Kaliumsulfat.

10. NaNO_3 . Versuch 11.

Es bleibt uns nun noch übrig, das Verhalten der *Culex*-Larven in den salpetersauren Salzen zu besprechen. Bei Anwendung von NaNO_3 zeigt sich zunächst, daß die $\frac{n}{4}$ -Lösung — ähnlich wie $\frac{n}{4}\text{KCl}$ und $\frac{n}{4}\text{MgCl}_2$ — in solch hohem Grade schädlich auf die Larven einwirkt, daß kein individuelles Verhalten der Tiere in dieser Konzentration möglich ist. Auch in der $\frac{n}{8}$ -Lösung ist der Mittelwert für die Lebensdauer nicht viel größer, als in $\frac{n}{4}\text{NaNO}_3$. In der



folgenden Verdünnung findet eine Verpuppung statt, und es schlüpft auch eine lebensfähige Imago aus. Wahrscheinlich ist diese Tatsache darauf zurückzuführen, daß wir es in vorliegendem Falle mit einer dicht vor der Verpuppung stehenden Larve zu tun hatten; denn in den salpetersauren Salzen entstand — mit einer Ausnahme — nur immer dann eine lebensfähige Imago, wenn die Verpuppung möglichst kurze Zeit nach Überführung in die Salzlösung eintrat. In der $\frac{n}{32}$ -Konzentration, in der eine Verpuppung nach dreieinhalb Tagen stattfindet, ist die schließlich entstehende Imago nicht lebensfähig.

Über die Imagobildung in $\frac{n}{64}$ NaNO_3 läßt sich dasselbe sagen, was wir bei Besprechung der $\frac{n}{16}$ -Konzentration in bezug auf die Entwicklungserscheinungen ausgeführt haben. Die Mittelwerte für Lebensdauer steigen mit zunehmenden Verdünnungen nur sehr langsam an. Selbst für $\frac{n}{64}$ beträgt dieser Wert noch nicht ganz 8 Tage.

11. KNO_3 . Versuch 12.

Noch ungünstiger, im Hinblick auf Lebensdauer und Entwicklungsmöglichkeit, liegen die Verhältnisse bei Anwendung von KNO_3 . Es kommt zwar in der $\frac{n}{8}$ -Lösung schon zu Verpuppung und Imago-bildung, aber wohl nur deshalb, weil die Larve bei Versuchsbeginn

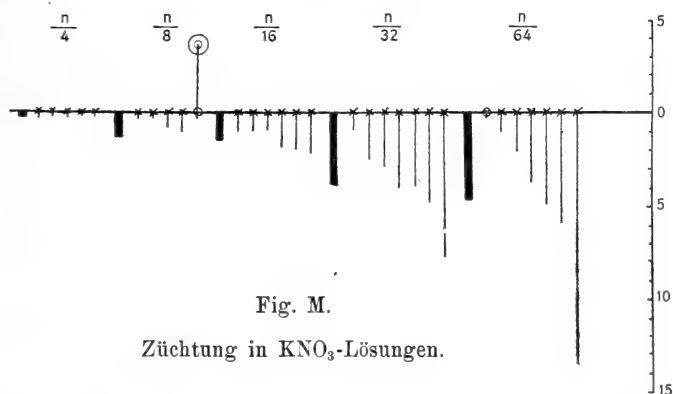


Fig. M.

Züchtung in KNO_3 -Lösungen.

schon ganz dicht vor der Verpuppung stand. Sonst findet keine Weiterentwicklung statt, selbst Häutungen konnten nicht beobachtet werden. Wir erhalten in dem vorliegenden Falle die kleinsten überhaupt (in den Versuchen 4—13) beobachteten Mittelwerte für die Lebensdauer; sogar in $\frac{n}{64}$ beträgt der Mittelwert noch nicht ganz 5 Tage.

12. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Versuch 13.

Am günstigsten von den salpetersauren Salzen wirkt entschieden $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Außer in $\frac{n}{4}$ tritt in allen weiteren Verdünnungen

Verpuppung und Imagobildung auf. Bei der in der $\frac{n}{8}$ -Lösung sich weiter entwickelnden Larve haben wir den oben erwähnten Ausnahmefall vor uns: Die Larve lebt als solche zwei Tage, während

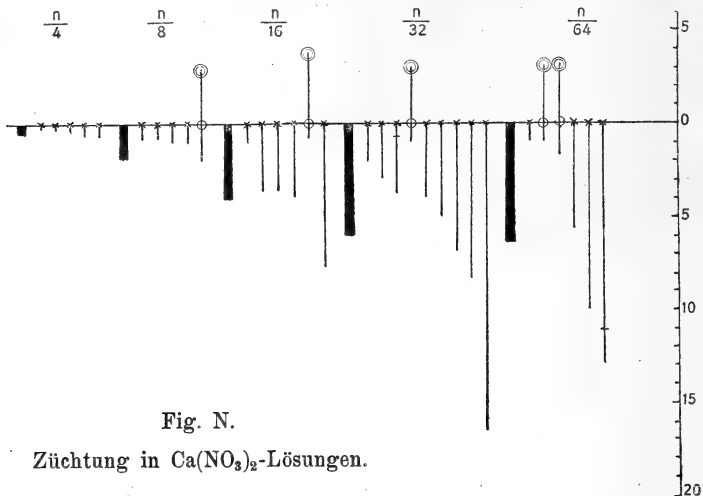


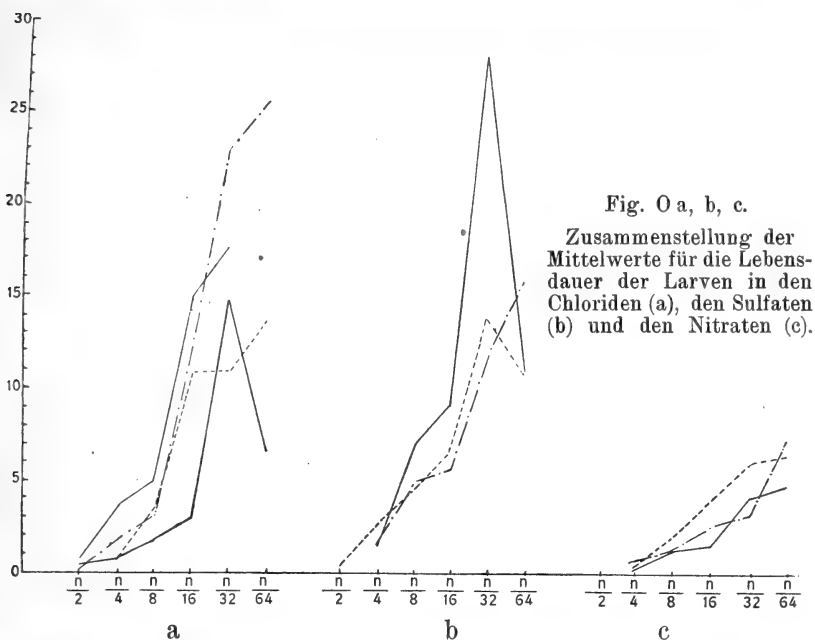
Fig. N.

Züchtung in $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -Lösungen.

die übrigen in derselben Konzentration gehaltenen Tiere, die nicht zur Verpuppung gelangen, höchstens einen Tag leben. Häutungen konnten in der $\frac{n}{32}$ - und $\frac{n}{64}$ -Lösung beobachtet werden.

13. Vergleich der Wirkungsweise der benutzten Nitrate.

Wenn wir nun die Wirkungen der benutzten Nitrate auf die Larven miteinander vergleichen, so ersehen wir zunächst aus Fig. Oc, daß in gleichen Konzentrationen die Mittelwerte für die Lebensdauer nie weiter als 3 Tage auseinander liegen. Das Calciumsalz wirkt in bezug auf die Lebensdauer zweifellos günstiger als KNO_3 , und zwar in allen untersuchten Konzentrationen. NaNO_3 verhält sich den beiden anderen Salzen gegenüber verschieden. Die hierin erzielten Mittelwerte für die Lebensdauer sind in der $\frac{n}{4}$ - und $\frac{n}{64}$ -Konzentration größer, in $\frac{n}{32}$ kleiner als die entsprechenden Werte in den beiden anderen Salzen.



Auch die besten Entwicklungsmöglichkeiten bietet zweifellos $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; denn es schlüpfen als lebensfähige Imagines aus:

in $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$: 5 von 31 Larven,
in NaNO_3 : 3 von 30 Larven,
in KNO_3 : 1 von 30 Larven.

IV. Vergleich der Wirkungsweise aller benutzten Salze.

Wenn man die Wirkungsweise aller 10 Salze in den verschiedenen Verdünnungen auf die postembryonale Entwicklung der Mücken nun im ganzen überblickt, so läßt sich folgendes schließen: je nach der Menge des in demselben Volumen gelösten Salzes kann es sich um eine wohl am besten als „tödlich“, „indifferent“ oder „entwicklungshemmend“ zu charakterisierende Wirkung der Salzlösung handeln. In den „tödlich“ wirkenden Lösungen sterben alle Larven innerhalb 24 Stunden; keine gelangt zur Verpuppung. Als „indifferent“ wurde eine Lösung dann bezeichnet, wenn sich die Tiere darin in verhältnismäßig normaler Zeit, d. h. ohne übermäßig langes Larvenleben, entwickeln. Mit anderen Worten: in den indifferenten Lösungen tritt — durchweg bei der Hälfte der Tiere —

Verpuppung und Imagobildung ein in Zeiten, die im großen ganzen denjenigen entsprechen, die bei den Versuchen im Freiwasserbecken beobachtet wurden. „Entwicklungshemmend“ wurden schließlich die Lösungen genannt, wenn in ihnen die Tiere auf dem Larvenstadium (eventuell ohne Häutungen durchzumachen) anormal lang, manchmal mehr als das Doppelte der normalen Zeit, lebten. Nur in einigen wenigen Fällen kam es in diesen Lösungen zur Verpuppung und Imagobildung, und zwar handelte es sich dann immer um Larven, die bei Versuchsbeginn schon verhältnismäßig nahe der Verpuppung standen. In der folgenden Tabelle sind die Konzentrationen eines jeden Salzes angegeben, die typisch tödlich, indifferent resp. entwicklungshemmend auf die Larven einwirken. Es ist begreiflicherweise nicht möglich, jede einzelne der angewandten Salzlösungen in eine der 3 Rubriken einzuordnen; denn es gibt für jedes Salz natürlich Konzentrationen, die in ihrer Wirkungsweise Übergänge zwischen einer tödlichen und indifferenten, bzw. indifferenten und entwicklungshemmenden Lösung darstellen. Auch sind für einzelne Salze innerhalb der angewandten Verdünnungen nicht alle 3 Wirkungsgrade erreicht worden.

Tabelle 2.

Salz	Tödlich %	Indifferent %	Entwicklungshemmend %
NaCl	$\frac{n}{2} = 2,95$	$\frac{n}{16} = 0,37$	$\frac{n}{32} = 0,19, \frac{n}{64} = 0,09$
KCl	$\frac{n}{4} = 1,88$	$\frac{n}{64} = 0,12$	$\frac{n}{32} = 0,24$
CaCl ₂	$\frac{n}{2} = 2,72$	$\frac{n}{32} = 0,17$	—
MgCl ₂	$\frac{n}{4} = 1,20$	$\frac{n}{64} = 0,07$	—
Na ₂ SO ₄	$\frac{n}{2} = 3,52$	$\frac{n}{32} = 0,22$	$\frac{n}{64} = 0,11$
K ₂ SO ₄	$\frac{n}{2} = 4,48$	$\frac{n}{64} = 0,14$	$\frac{n}{32} = 0,28$
MgSO ₄	$\frac{n}{2} = 3,04$	$\frac{n}{32} = 0,19$	—
NaNO ₃	$\frac{n}{4} = 2,18$	$\frac{n}{64} = 0,13$	—
KNO ₃	$\frac{n}{4} = 2,56$	—	—
Ca(NO ₃) ₂	$\frac{n}{4} = 2,18$	$\frac{n}{64} = 0,13$	—

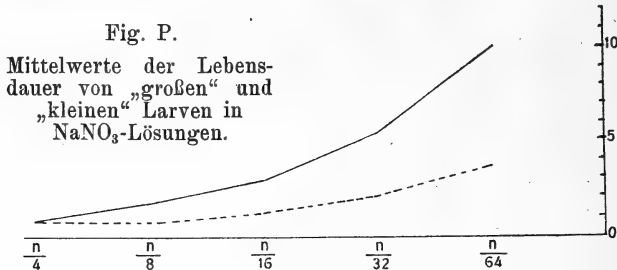
Aus der Tabelle ergibt sich zunächst, daß bei der Hälfte der benutzten Salze die $\frac{n}{2}$ -Lösung tödlich wirkt, und bei den übrigen Salzen gilt dies auch noch für die $\frac{n}{4}$ -Lösung. (In den zuletzt genannten Fällen leben die Larven in der $\frac{n}{2}$ -Konzentration nur so kurze Zeit, daß die entsprechenden Werte in die graphische Zeichnung überhaupt nicht aufgenommen werden konnten.) Für die 3 Sulfate wirkt die $\frac{n}{2}$ -, für die 3 Nitrate auch die $\frac{n}{4}$ -Lösung tödlich, während Natrium- und Calciumchlorid als $\frac{n}{2}$, Kalium- und Magnesiumchlorid auch noch als $\frac{n}{4}$ typisch „tödlich“ wirkende Lösungen sind. Im allgemeinen ist es nun so, daß bei zunehmender Verdünnung zunächst die „indifferent“ und dann erst die „entwicklungshemmende“ Wirkung eintritt.

Bei sämtlichen Salzen mit Ausnahme von KNO_3 konnte eine „indifferent“ wirkende Lösung festgestellt werden. Im allgemeinen ist dies die $\frac{n}{32}$ - oder die $\frac{n}{64}$ -Konzentration; bei NaCl allerdings schon die $\frac{n}{16}$ -Lösung. Verdünnungen, die „entwicklungshemmend“ wirken, konnten wir nur beim Natrium- und Kaliumsalz der Salzsäure und Schwefelsäure beobachten. Während bei den Natriumsalzen dieser beiden Säuren die „entwicklungshemmenden“ Lösungen kleineren Salzgehalt als die „indifferenten“ Lösungen der entsprechenden Salze haben, liegen bei den Kaliumsalzen die Verhältnisse umgekehrt. Daraus erklärt sich auch der relativ starke Abfall für die Werte der mittleren Lebensdauer von der $\frac{n}{32}$ - zur $\frac{n}{64}$ -Konzentration (s. Fig. O a u. b).

Der Salzgehalt der „indifferent“ wirkenden Lösungen schwankt bei den einzelnen Salzen zwischen 1 und 4 ‰. Wenn also in einem nur ein einziges Salz enthaltenden Medium eine normale Entwicklung der Larven vor sich gehen soll, darf das Salz nur in dieser äußerst geringen Menge vorhanden sein.

V. Das verschiedenartige Verhalten von „kleinen“ und „großen“ Larven.

Wir haben oben (S. 215) schon darauf hingewiesen, daß in den einzelnen Salzlösungen sowohl „kleine“ als „große“ Larven auf ihr Verhalten geprüft wurden. Es sind nun in den Fig. P—R die Werte für die mittlere Lebensdauer der „großen“ und „kleinen“ Larven besonders dargestellt.



Wir können nach dem verschiedenartigen Verhalten der „großen“ und „kleinen“ Larven in denselben Lösungen die Salze in 3 Gruppen teilen:

Als Beispiel für die 1. Gruppe mögen die Verhältnisse in den Natriumnitratlösungen dienen. Fig. P zeigt, daß in $\frac{n}{4}$ „große“ und „kleine“ Larven gleich schnell sterben. Mit fallenden Konzentrationen nimmt die Lebensdauer aller Larven zu, jedoch die der „großen“ in weit stärkerem Maße als die der „kleinen“.

In NaCl (Fig. Q), das als Beispiel für die 2. Gruppe dienen soll, liegen die Verhältnisse in den $\frac{n}{2}$ -, $\frac{n}{4}$ - und $\frac{n}{8}$ -Lösungen entsprechend wie in NaNO_3 . In der $\frac{n}{16}$ -, $\frac{n}{32}$ - und $\frac{n}{64}$ -Lösung aber ist die Lebensdauer der „kleinen“ Larven bedeutend größer als die der „großen“.

Zu der 3. Gruppe gehört z. B. MgSO_4 (Fig. R). Bei Anwendung dieses Salzes läßt sich überhaupt keine Gesetzmäßigkeit in dem verschiedenen Verhalten der „großen“ und „kleinen“ Tiere erblicken, abgesehen von der Tatsache, daß in der stärksten der benutzten Konzentrationen alle Larven ungefähr gleichzeitig zugrunde gehen.

Wie in NaNO_3 verhielten sich die Larven nur in KNO_3 ; wie in NaCl_2 in CaCl_2 , Na_2SO_4 , K_2SO_4 und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; wie in MgSO_4 nur noch in MgCl_2 .

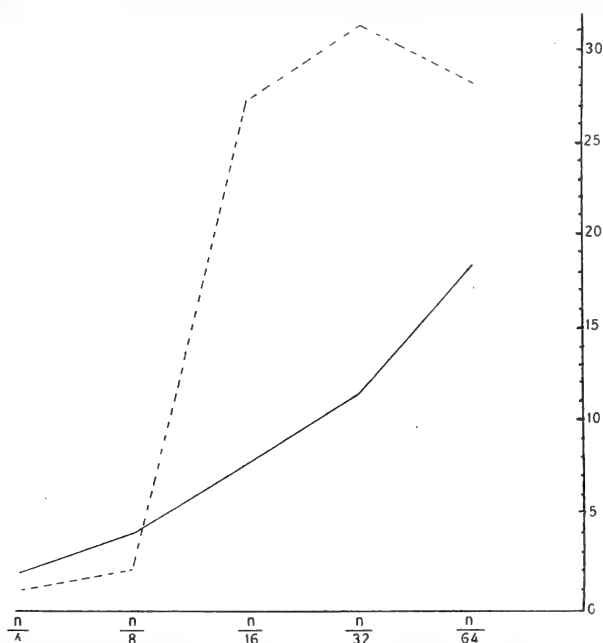


Fig. Q.

Mittelwerte der Lebensdauer von „großen“ und „kleinen“ Larven in NaCl-Lösungen.

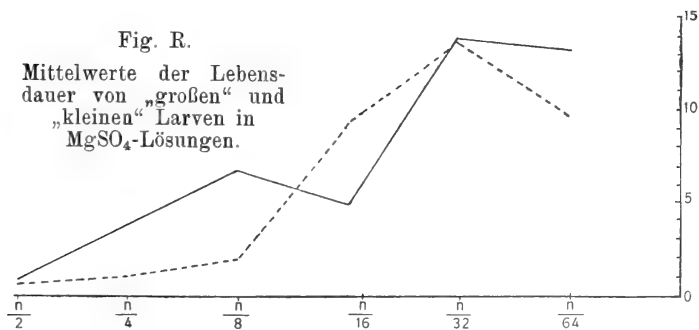


Fig. R.

Mittelwerte der Lebensdauer von „großen“ und „kleinen“ Larven in MgSO_4 -Lösungen.

Die am schädlichsten wirkenden Salze NaNO_3 und KNO_3 üben also auf „kleine“ Larven eine noch stärker

schädigende Wirkung aus, als auf „große“; die Magnesiumsalze lassen keine Gesetzmäßigkeit in ihrem Verhalten „großen“ und „kleinen“ Tieren gegenüber erkennen. Die übrigen Salze verhalten sich in den starken Lösungen wie Natrium- und Kaliumnitrat, ein Beweis für ihre stark schädigende Wirkung in der $\frac{n}{2}$ -, $\frac{n}{4}$ -,

$\frac{n}{8}$ - bzw. $\frac{n}{16}$ -Lösung. Mit abnehmender Konzentration nimmt der Schädigungsgrad dieser Salze der 2. Gruppe ab, und zwar können sich jetzt „kleine“ Larven an den veränderten Salzgehalt wesentlich besser anpassen als „große“ Tiere. Am ungünstigsten (in bezug auf die Lebensdauer) wirken also die Salze der 1. Gruppe, am günstigsten die der 2., während die der 3. Kategorie eine Mittelstellung einnehmen.

VI. Züchtungsversuche in Salzgemischen.

Versuche 14—25.

Wir wollen im folgenden kurz auf eine Reihe von Züchtungsversuchen eingehen, die in Salzgemischen angestellt wurden. Es lag nahe, obgleich es mit dem eingangs entwickelten Plan der Arbeit keinen direkten Zusammenhang hatte, durch Versuche zu erproben, inwiefern die Wirkungsweise der besprochenen Salzlösungen eine Änderung erfährt, wenn statt eines einzelnen Salzes ein Gemisch aus 2 oder 3 Salzen als Medium für die Larven benutzt wird. Natürlich konnte das Problem, inwiefern bei der Züchtung von *Culex*-Larven „die Schädlichkeit reiner Salzlösungen durch Hinzufügung geringer Mengen anderer Salze abgeschwächt oder sogar aufgehoben werden kann“ (HIRSCH, p. 655), im Rahmen dieser Arbeit nicht gelöst werden. Dazu ist die Zahl der angestellten Versuche zu gering. Die bisher von uns festgestellten Ergebnisse sollen nur als Hinweis für weitere diesbezügliche Untersuchungen dienen.

Wie aus den Tabellen 3 und 4 zu ersehen ist, wurden im allgemeinen 2 oder 3 solcher Salzlösungen miteinander gemischt, in denen die mittlere Lebensdauer der Larven nahezu gleich war. Allerdings wurden in 3 Fällen auch solche Lösungen angewandt, bei denen in den Einzelsalzen verschieden große Werte für die mittlere Lebensdauer beobachtet worden waren.

Tabelle 3.
I. Mischung von 2 Salzen.

Versuchs- nummer	Gemisch im Verhältnis von 1:1	Mittlere Lebens- dauer im			Es treten auf an Puppen und Imagines im		
		I. Salz	II. Salz	Salz- gemisch	I. Salz	II. Salz	Salzgemisch
14	$\frac{n}{4} \text{NaCl} + \frac{n}{8} \text{KCl}$	1,8	2	3	1 I.	—	1 P., 1 I.
15	$\frac{n}{8} \text{NaCl} + \frac{n}{4} \text{KCl}$	3	0,3	2	1 P., 1 t. I.	—	—
16	$\frac{n}{8} \text{NaCl} + \frac{n}{16} \text{KCl}$	3	3	36,6	1 P., 1 t. I.	1 I.	1 t. P., 2 P., 1 I.
17	$\frac{n}{4} \text{CaCl}_2 + \frac{n}{16} \text{KCl}$	3,6	3	6,8	—	1 I.	—
18	$\frac{n}{4} \text{CaCl}_2 + \frac{n}{8} \text{MgCl}_2$	3,6	3,4	3,3	—	—	—
19	$\frac{n}{8} \text{MgCl}_2 + \frac{n}{16} \text{KCl}$	3,4	3	4,1	—	1 I.	—
20	$\frac{n}{8} \text{Na}_2\text{SO}_4 + \frac{n}{8} \text{MgSO}_4$	3,8	3,6	7,8	—	—	4 I.
21	$\frac{n}{32} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \frac{n}{32} \text{NaNO}_3$	6,0	3,2	4,5	1 I.	1 t. I.	1 P.
22	$\frac{n}{8} \text{MgSO}_4 + \frac{n}{8} \text{KCl}$	3,6	1,8	12,8	—	—	1 t. P., 3 I.
23	$\frac{n}{4} \text{MgSO}_4 + \frac{n}{16} \text{KCl}$	2,8	3	4,4	—	1 I.	—

Tabelle 4.
II. Mischung von 3 Salzen.

Versuchs- nummer	Gemisch im Verhältnis von 1:1:1	Mittlere Lebens- dauer im				Es treten auf an Puppen und Imagines im			
		I. Salz	II. Salz	III. Salz	Salz- gemisch	I. Salz	II. Salz	III. Salz	Salz- gemisch
24	$\frac{n}{4} \text{CaCl}_2 + \frac{n}{8} \text{MgCl}_2 + \frac{n}{16} \text{KCl}$	3,6	3,4	3	3,8	—	—	1 I.	—
25	$\frac{n}{8} \text{NaCl} + \frac{n}{8} \text{MgCl}_2 + \frac{n}{16} \text{KCl}$	3	3,4	3	13,8	1 P., 1 t. I.	—	1 I.	—

In obigen Tabellen bedeuten: P. = Puppe, I. = Imago, t. P. = tote Puppe,
t. I. = tote Imago.

Natürlich war das Ziel dieser Versuche eine Herabsetzung des Schädigungsgrades der reinen Salzlösungen; d. h. Lösungen, in denen an und für sich keine normale Entwicklung und Lebensdauer der Tiere möglich war, durch geeignete Mischung in „indifferent“ wirkende Lösungen umzugestalten. Wir haben nicht mit entwicklungshemmenden Lösungen gearbeitet, sondern ausnahmslos mit starken Konzentrationen.

Verschiedentlich haben wir hervorgehoben, daß für die Beurteilung des Schädigungsgrades des Mediums die Einwirkung auf die Lebensdauer und Imagobildung in gleicher Weise in Betracht zu ziehen ist. Deshalb sind in der Tabelle die entsprechenden Werte für die einzelnen Lösungen nebeneinander gestellt.

Mit jedem Salzgemisch wurden 5 Einzelversuche angestellt, und zwar in der Regel mit 3 „großen“ und 2 „kleinen“ Larven. Was zunächst die Lebensdauer betrifft, so ist darauf hinzuweisen, daß in keinem einzigen Falle im Salzgemisch der Mittelwert derselben eine wesentliche Verkleinerung erfährt. In 2 Fällen (No. 15 u. 21) steht der gefundene Mittelwert zwischen den entsprechenden Größen der Einzelsalze, in 2 weiteren Versuchen (No. 18 u. 24) ist der Mittelwert diesen Größen gleich. In diesen 4 Fällen kann von einer günstigeren Wirkung des Salzgemisches gegenüber den Einzelsalzen nicht die Rede sein. In allen übrigen 8 Versuchen tritt eine Verlängerung der mittleren Lebenszeit ein, am auffallendsten in Versuch 16, wo diese Verlängerung den sehr hohen Wert von 36,6 Tagen erreicht.

Die Entwicklung der Larven zu Puppen und Imagines wird nicht in dem gleichen Maße durch die Mischung der Salze günstig beeinflusst, wie die Lebensdauer verlängert wird. Im Gegenteil sind in 7 Fällen (No. 15, 17, 19, 21, 23, 24, 25) die Entwicklungsmöglichkeiten verschlechtert, in 1 Falle unverändert (No. 18) und nur bei 4 Versuchen (No. 14, 16, 20, 22) verbessert.

Durch die infolge der Salzmischungen erzielten Lebensverlängerungen der Larven wird also nicht gleichzeitig die Puppen- und Imagobildung begünstigt. Am typischsten liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse in Versuch 25: die mittlere Lebensdauer wird hier zwar um gut 10 Tage verlängert; obgleich aber in 2 von den benutzten Salzen Puppen- und Imagobildung eintritt, findet eine solche im Salzgemisch nicht statt.

Positive Ergebnisse in bezug auf eine Herabsetzung des Schädigungsgrades für die Entwicklungsmöglichkeit durch Anwendung von Salzgemischen liefern also nur die Versuche 16, 20, 22 und 14. In Versuch 16 wurde zweifellos das günstigste Resultat erzielt durch Mischung von $\frac{n}{8}$ -NaCl und $\frac{n}{16}$ -KCl im Verhältnis von 1:1. In Versuch 14 wurden dieselben Salze, aber in doppelt so starker Konzentration, miteinander gemischt. Auch in diesem Falle wirkt das Gemisch wesentlich günstiger als die Einzelsalze, aber natürlich entsprechend der Stärke der angewandten Lösung längst nicht in dem Maße wie in Versuch 16. Die Metallbestandteile Na und K in den angewandten Mischungen verhalten sich ihrem Gewicht nach

in Versuch 16: wie 2,88 : 2,33 = 1,2 : 1,

in Versuch 14: wie 5,76 : 4,67 = 1,2 : 1.

LOEB (1911) hat in seinen Versuchen an *Fundulus* nachgewiesen, daß bei Mischung von Natrium- und Kaliumchlorid dann eine „Entgiftung“ zu beobachten ist, wenn sich die Metallteile der Salze dem Gewichte nach wie 17:1 verhalten. Ob auch bei den Versuchen mit Culicidenlarven eine weitere Verbesserung der Lebensbedingungen eintritt, wenn sich das in unseren Versuchen vorliegende Gewichtsverhältnis 1,2:1 mehr dem Werte 17:1 nähert, können erst zukünftige Untersuchungen zeigen.

VII. Größenangaben über die bei den Zuchtungsversuchen im Salzwasser erhaltenen Imagines.

Ehe wir nun auf einen Vergleich der von uns gewonnenen Resultate mit den in der Literatur vorhandenen Angaben eingehen, wollen wir noch eine Tatsache kurz erwähnen, die uns bei den Zuchtungsversuchen im Salzwasser aufgefallen ist: die Größenverhältnisse der bei den Salzversuchen erhaltenen Imagines gegenüber den unter natürlichen Bedingungen entstandenen Tieren.

Für die normalen Imagines, deren Larven in Tümpeln oder ganz kurze Zeit im Aquarium gelebt hatten, ergeben sich als Durchschnittswerte für eine Reihe gemessener Tiere folgende Maße:

♂. Flügellänge	4,1 mm
Rüssellänge	2,6
Abdomenlänge	4,1

♀. Flügellänge	4,6 mm
Rüssellänge	2,5
Abdomenlänge	3,6

Vergleichen wir Männchen und Weibchen miteinander, so zeigt sich, daß die Flügel des Weibchens durchweg größer sind als die des Männchens (vgl. L. O. HOWARD, H. G. DYAR, F. KNAB 1912—1915). Andererseits ist der Rüssel des Männchens länger als derjenige des Weibchens.

Es ergibt sich ferner, daß die Flügel des Weibchens das Abdomen desselben immer an Länge überragen, wohingegen beim Männchen Flügel- und Abdomenlänge nahezu übereinstimmen.

Mißt man die bei unseren Versuchen in Salzwasser gezüchteten Imagines, so ergeben sich wesentliche Abweichungen von den oben für normale Tiere erhaltenen Werten, wie aus der Tabelle 5 zu ersehen ist.

VIII. Vergleich zwischen dem erträglichen Salzgehalt für *Culex*-Larven und dem für andere Arthropoden, speziell *Chironomus*-Larven.

In der Literatur sind verhältnismäßig wenig Angaben vorhanden über das Verhalten von Arthropoden, speziell Dipterenlarven, reinen Salzlösungen gegenüber. Es kommen da eigentlich nur in Frage die eingangs erwähnten Versuche von HIRSCH (l. c.) mit *Chironomus*-Larven und Daphnien, ferner Arbeiten von HOFER (1907) mit *Daphnia*, *Cyclops* und *Cloe diptera*, deren Verhalten allerdings nur im Natrium-, Calcium- und Magnesiumchlorid untersucht wurde. Es ist natürlich von Interesse, die Resultate dieser Autoren mit den von uns erhaltenen Ergebnissen zu vergleichen, und zwar wollen wir uns darauf beschränken, die von uns als „indifferent“ festgestellten Konzentrationen den „erträglichen“ (HIRSCH, l. c.), bzw. den „höchsten unschädlichen“ (HOFER, l. c.) Lösungen für die anderen Tiere gegenüberzustellen.

Wir lassen diese Resultate am besten in Tabellenform folgen (Tabelle 6).

Am meisten interessiert natürlich ein Vergleich von *Culex*- mit *Chironomus*-Larven. Aus der Tabelle ergibt sich, daß in allen Fällen die Chironomiden durchschnittlich 4—5mal so großen Salzgehalt als die Culiciden ertragen können. Bei Anwendung von Magnesiumchlorid zeigt sich dieses Verhalten

Tabelle 5.¹⁾

Nummer	Medium	Das Tier lebt darin als		Geschlecht der ausgeschlüpfenden Imago	Maße der Imago		
		Larve	Puppe		Flügel	Rüssel	Abdomen
I	$\frac{n}{8} \text{ K}_2\text{SO}_4$	1 Tag	4 Tage	♂	4,5 (0,1)	2,5 (0,0)	3,5 (0,1)
II	$\frac{n}{32} \text{ CaCl}_2$	2 Tage	3 Tage	♀	4,5 (0,1)	2,2 (0,3)	3,0 (0,6)
III	$\frac{n}{16} \text{ NaCl}$	2 Tage	4 Tage	♀	4,5 (0,1)	2,2 (0,3)	3,0 (0,6)
IV	$\frac{n}{32} \text{ MgSO}_4$	13 Tage		♀	3,3 (1,3)	1,8 (0,7)	2,5 (1,1)
V	$\frac{n}{32} \text{ CaCl}_2$	22 Tage	5 Tage	♀	3,5 (1,1)	1,5 (1,0)	2,3 (1,3)
VI	$\frac{n}{3} \text{ NaCl}$	1 Tag	2 Tage	♂	3,7 (0,4)	2,5 (0,1)	3,5 (0,6)
VII	$\frac{n}{8} \text{ MgSO}_4 + \frac{n}{8} \text{ KCl}$	1 Tag	3 Tage	♂	3,5 (0,6)	2,5 (0,1)	3,8 (0,3)
VIII	$\frac{n}{16} \text{ NaCl}$	3 Tage	3 Tage	♂	3,2 (0,9)	1,8 (0,8)	3,0 (1,1)
IX	$\frac{n}{8} \text{ MgSO}_4 + \frac{n}{8} \text{ KCl}$	18 Tage	3 Tage	♂	2,6 (1,5)	2,0 (0,6)	2,6 (1,5)

Die in Klammern stehenden Zahlen geben die Abweichungen von den entsprechenden für die normalen Imagines berechneten Mittelwerte an. Die unter No. I—III, VI und VII eingetragenen Tiere weisen, wie die in Klammern stehenden Zahlen angeben, zwar bestimmte Abweichungen von den für die normalen Tiere berechneten Mittelwerten auf, jedoch sind diese hier festgestellten Unterschiede nicht größer als die Abweichungen der normalen Tiere von dem Mittelwert. Sie liegen also innerhalb der normalen Variabilitätsgrenze und können folglich nicht auf den Einfluß der Salzlösungen zurückgeführt werden. Anders liegen die Verhältnisse in den unter IV, V, VIII und IX aufgeführten Versuche: hier sind die Abweichungen größer, als man sie bei normalen Tieren beobachten kann. Welche Bedeutung neben dem Einfluß der Salzlösungen dem Fehlen geeigneter Nahrungsstoffe in den Züchtungsversuchen zuzuschreiben ist, läßt sich nach dem uns vorliegenden Material noch nicht entscheiden. Es müssen da speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen einsetzen.

besonders deutlich; denn in diesem Falle kann *Chironomus* eine mehr als 11 mal so starke Lösung ertragen. Die geringsten Abweichungen

1) Nach den in diese Tabelle aufgenommenen Messungen können wir schließen, daß in den Fällen Abweichungen von den Normalmaßen vorliegen, in denen die Tiere als Larven und Puppen längere Zeit in den Salzlösungen zugebracht haben.

Tabelle 6.

Salz	Daphnien (HIRSCH) ¹⁾ ‰	Daphnien (HOFER) ‰	<i>Chironomus</i> (HIRSCH) ¹⁾ ‰	<i>Cloe diptera</i> (HOFER) ‰	<i>Cyclops</i> (HOFER) ‰	<i>Culex pipiens</i> (eigene Ver- suche) ‰
NaCl	$\frac{n}{16} = 0,37$	0,4	$\frac{n}{6} = 0,98$	0,4—0,5	0,4	$\frac{n}{16} = 0,37$
KCl	$>\frac{n}{100} = 0,07$	—	$\frac{n}{16} = 0,47$	—	—	$\frac{n}{64} = 0,12$
CaCl ₂	$\frac{n^*}{32} = 0,17$	—	$\frac{n^*}{8} = 0,69$	0,4—1,5	0,9—1,5	$\frac{n}{32} = 0,17$
MgCl ₂	$\frac{n^*}{32} = 0,15$	0,35—0,5	$\frac{n^*}{6} = 0,79$	1,0—1,5	0,35—0,5	$\frac{n}{64} = 0,07$
Na ₂ SO ₄	$\frac{n}{16} = 0,44$	—	$\frac{n^*}{6} = 1,19$	—	—	$\frac{n}{32} = 0,22$
K ₂ SO ₄	$\frac{n}{100} = 0,09$	—	$\frac{n}{16} = 0,55$	—	—	$\frac{n}{64} = 0,14$
MgSO ₄	$\frac{n^*}{64} = 0,09$	—	$\frac{n^*}{6} = 1,00$	—	—	$\frac{n}{32} = 0,19$
NaNO ₃	$\frac{n}{32} = 0,27$	—	$\frac{n}{16} = 0,53$	—	—	$\frac{n}{64} = 0,13$
KNO ₃	$>\frac{n}{100} = 0,10$	—	$\frac{n}{32} = 0,32$	—	—	$<\frac{n}{64} = 0,16$
Ca(NO ₃) ₂	$\frac{n}{64} = 0,13$	—	$\frac{n}{16} = 0,51$	—	—	$\frac{n}{65} = 0,13$

findet man in NaCl und KNO₃; denn hier dürfen die Lösungen für *Chironomus* nur 2,7- bzw. 2 mal so stark sein wie für *Culex*, wenn sie noch „indifferent“ wirken sollen. Dieses verschiedenartige Verhalten von *Culex*- und *Chironomus*-Larven läßt sich wohl auf biologische Momente zurückführen. Denn Culicidenlarven gehören zu den Mesosaprobien hingegen Chironomidenlarven zu den Polysaprobien. Wenn auch diese Unterscheidung im wesentlichen auf dem O₂-Gehalt des Wassers, in dem die Tiere leben,

1) Die Prozentgehalte für die aus der HIRSCH'schen Arbeit entnommenen Normallösungen sind von uns neu auf 2 Dezimalstellen berechnet worden. An den mit * bezeichneten Stellen stimmen die von HIRSCH angegebenen Werte für den Prozentgehalt nicht mit unseren Berechnungen für die betreffende Normallösung überein, und zwar deshalb nicht, weil HIRSCH den Gehalt an Krystallwasser bei der prozentualen Umrechnung mit in Rechnung gestellt hat. Wie der Autor aber zu seinen Werten von Ca(NO₃)₂ ($\frac{n}{16} = 0,97\%$, $\frac{n}{4} = 0,2\%$) gekommen ist, bleibt uns völlig unverständlich.

beruht, so ist doch ohne weiteres anzunehmen, daß das im höchsten Grade verschmutzte und gerade infolgedessen O_2 -arme Medium der Polysaprobien *ceteris paribus* mehr Salze als das der Mesosaprobien enthält. Man kann deshalb annehmen, daß die Chironomiden infolge ihrer natürlichen Lebensweise gegen einen verhältnismäßig hohen Salzgehalt unempfindlicher sind, als die Culiciden — eine Tatsache, die eben durch die Züchtungsversuche im Salzwasser bestätigt wird.

Zu den Mesosaprobien gehören auch die Daphnien. Wenn nun der soeben durchgeführte Gedankengang richtig ist, dann müssen sich Daphnien ähnlich wie *Culex*-Larven den Salzlösungen gegenüber verhalten. Und dies ist tatsächlich der Fall und ohne weiteres aus der Tabelle zu ersehen. Ganz ähnlich wie *Culex* verträgt auch *Daphnia*, verglichen mit Chironomus, im Durchschnitt nur ein Viertel bis ein Fünftel des Salzgehaltes, während *Daphnia* und *Culex* sich im wesentlichen gleich verhalten (in 4 Fällen wurde derselbe Salzgehalt, in 3 Fällen ein etwas größerer, in den 3 übrigen Fällen ein etwas kleinerer Salzgehalt für *Culex* im Vergleich zu *Daphnia* gefunden).

Was schließlich das Verhalten von *Cloe* und *Cyclops* anbetrifft, so läßt sich aus dem spärlichen vorliegenden Material ein endgültiges Urteil noch nicht bilden, zumal in den 3 untersuchten Salzlösungen ein in jedem Fall verschiedenartiges Verhalten dieser Tiere den *Culex*- und *Chironomus*-Larven, sowie den Daphnien gegenüber vorliegt.

Es liegen schließlich in der Literatur noch eine Reihe von Angaben über das Vorkommen von Culicidenlarven, speziell Anopheliden, in Salzwasser vor (vgl. L. O. HOWARD, H. G. DYAR, F. KNAB [1912—15]). Natürlich leben in allen diesen Fällen die Larven nicht — wie bei unseren Versuchen — in einer reinen Salzlösung, sondern in einem physiologisch mehr oder weniger ausgeglichenen Salzgemisch. Deshalb können diese Angaben zu einem Vergleich mit unseren Befunden überhaupt nicht herangezogen werden.

Um einen solchen Vergleich anstellen zu können, müssen erst die von uns nur nebenbei durchgeführten Versuche mit Salzgemischen systematisch ausgebaut werden. Erst auf Grund eines so gewonnenen, viel umfangreicheren Materials, als es das vorliegende ist, wird es dann auch möglich sein, das Problem, wie die Salze auf den Tierkörper einwirken, nach der theoretischen Seite hin durchzuarbeiten und zu zeigen, wie weit die bei *Culex* gefundenen Ergebnisse unsere

heutigen Anschauungen über die biologisch-physiologische Bedeutung der Salze stützen können.

Nach diesen modernen Vorstellungen müssen wir annehmen, daß die rein osmotische Theorie zur Erklärung der Wirkungsweise der Salze auf den Tierkörper nicht ausreicht, sondern daß zum mindesten in gleichem Maße qualitativ-chemische bzw. kolloid-chemische Faktoren in Betracht kommen [näheres bei TSCHERMAK (1916)]. So erklären — um ein Beispiel anzuführen — J. LOEB u. H. WASTENEYS (1911) in ihren bekannten Salzwasserversuchen den Tod von *Fundulus* in nicht ausgeglichenen Lösungen durch qualitativ-toxische Wirkung einzelner Salze und nicht durch osmotische Störungen.

B. Submersionsversuche.

I. Vorbemerkung: Beziehungen zwischen Teil A und B.

Die Versuche des 2. Teiles der Arbeit schlossen sich folgendermaßen an die bisher besprochenen Untersuchungen an. Die Absicht war, Larven, die vorher in Salzwasser gelebt hatten, auf die Funktion ihrer Tracheen während der Submersion zu untersuchen. Die Zeit, die die Larven in einer bestimmten Salzkonzentration leben können, war nach den eingehenden Züchtungsversuchen bekannt. Es wurden zunächst Larven, die bestimmte Zeiten in Salzwasser gelebt hatten, während der Submersion in Leitungswasser untersucht, um festzustellen, ob der dem Submersionsversuch vorausgegangene Aufenthalt in Salzwasser eine anormale Tracheenfunktion (Gasabgabe durch den Atemsiphon) zur Folge hat. Da das Ergebnis negativ ausfiel, wurden die Versuche so abgeändert, daß die Tiere nach vorausgegangenem Salzwasseraufenthalt in derselben Salzkonzentration während der Submersion untersucht wurden. Natürlich lag es dann nahe, auch Larven in Salzwasser zu submergieren, die nicht vorbehandelt waren, sondern im Aquarium gelebt hatten. Es stellte sich nun heraus, daß mit positivem Erfolg nur sehr stark schädlich wirkende Salzkonzentrationen angewendet werden konnten. Als solche wären — nach unseren Erfahrungen bei den Züchtungen — in erster Linie die Nitrate in Betracht gekommen. Die uns zur Verfügung stehenden Mengen der salpetersauren Salze waren nun aber sehr gering, und es gelang uns infolge der Kriegsverhältnisse trotz eifrigster Bemühung leider nicht, das für die Submersionsversuche notwendige

relativ große Quantum dieser Salze zu erhalten. Wir gingen deshalb dazu über, ein uns in beliebiger Menge zur Verfügung stehendes Salz, nämlich Merkurichlorid (Sublimat), zu verwenden, weil dieser Stoff bereits in schwachen Lösungen sehr stark schädigend auf die Larven einwirkt.

II. Technik der Submersionsversuche.

a) Apparatur.

Die für die Submersionsversuche verwandte Apparatur entspricht bis auf unwesentliche Abänderungen derjenigen, die A. KOCH benutzt und in seiner Arbeit eingehend beschrieben hat. Wir können uns deshalb auf eine kurze Charakterisierung der Versuchsanordnung beschränken.

Zum Versuche wird eine Larve in ein Röhrensystem eingeschlossen, das aus 4 (mittels Gummischläuchen) hintereinander geschalteten und dann senkrecht nebeneinander montierten Röhren von je 2 m Länge besteht. Das obere freie Ende der 1. Röhre steht durch einen Gummischlauch mit einer oberhalb des Röhrensystems aufgestellten, als 1. Füllbecken dienenden großen Flasche in Verbindung. Eine Abzweigung dieses Verbindungsschlauches führt zu einem anderen, als 2. Füllbecken dienenden Behälter. Ein in den Gummischlauch unterhalb der Abzweigung eingeschalteter Glashahn, sowie oberhalb der Zweigstelle angebrachte Quetschhähne gestatten, jede gewünschte Füllung bzw. Durchspülung des Röhrensystems vorzunehmen. Nachdem das Wasser alle Röhren passiert hat, wird es am Ende der 4. Röhre in einem Sammelgefäß aufgefangen. Die Röhren sind so montiert, daß das Wasser gleichzeitig in 2 Röhren aufwärts und in den beiden anderen abwärts fließt. Durch Maßstäbe, die neben den Röhren angebracht sind, wird es ermöglicht, den Stand bzw. die Bewegung einer in dem Röhrensystem befindlichen Larve jederzeit zahlenmäßig zu verfolgen.

Wenn Culicidenlarven submergiert werden, so suchen sie, als metapneustische Insekten, durch aktives Aufwärtsschwimmen den Wasserspiegel zu erreichen. Der den Untersuchungen zugrunde liegende Plan geht darauf hinaus, die Larven so tief unterzutauchen, daß die bis zum Eintritt des Todes bzw. der Lethargie von ihnen produzierte Energie nicht ausreicht, um die Tiere aktiv bis zum Wasserspiegel hinauf-

schwimmen zu lassen. Da das praktisch, wenigstens bei den von uns benutzten Flüssigkeiten, nicht zu ermöglichen ist, so wird die Larve, sobald sie sich dem Wasserspiegel (d. h. dem oberen Ende der 1. Röhre) nähert, durch Anlassen der Strömung möglichst schnell (in etwa 4—5 Sekunden) an das untere Ende der Röhre zurückgespült. Tritt nach längerer Submersionsdauer eventuell ein anhaltendes Sinken der Larve ein, so kann durch den Wasserstrom das Tier an das obere Ende einer solchen Röhre gespült werden, in der das Wasser von unten nach oben fließt, und in der sie jedesmal wieder an das obere Ende gespült werden kann, wenn sie bis zum unteren Ende gesunken ist. Auf diese Weise wird eine dauernde Beobachtung des Tieres bei der Submersion ermöglicht.

Da normalerweise die *Culex*-Larven „unterkompensiert“, d. h. schwerer als Wasser sind, so setzt sich ihre in den Versuchsröhren zu beobachtende „tatsächliche Bewegung“ aus passivem Sinken und aktivem Aufwärtsschwimmen zusammen. Wie aus dem unten durchgeführten Beispiel zu ersehen ist, kann diese „tatsächliche Bewegung“ durch Beobachtung des jeweiligen Standes und der Zeit genau protokolliert und graphisch dargestellt werden. Ferner kann auf die entsprechende Weise ein Protokoll aufgenommen und auf Grund dessen eine graphische Darstellung der „passiven Bewegung“ allein ausgeführt werden. Aus diesen beiden Kurven ist dann rechnerisch der nur durch aktives Schwimmen zurückgelegte Weg zu ermitteln. Natürlich sind auch die Mittelwerte für die tatsächliche bzw. passive Bewegung aus den vorhandenen Angaben zu berechnen. Wäre das Tier bei Versuchsbeginn völlig energielos, so würde es sich nur um eine passive Bewegung (Sinken) während des ganzen Submersionsversuches handeln. Nun kommt aber infolge der Energieproduktion ein aktives Aufwärtsschwimmen der Larve hinzu, so daß ihre tatsächliche Sinkgeschwindigkeit kleiner als die passive Sinkgeschwindigkeit wird. Würde die Larve z. B. in einer Stunde passiv etwa 20 m tief sinken, so sinkt sie tatsächlich (infolge ihrer aktiven Aufwärtsbewegung) nur ca. 7 m. Mit anderen Worten: statt mit rein passiver Bewegung eine Sinkgeschwindigkeit von 20 m pro Stunde = 0,56 cm/sec zu erreichen, verkleinert sie die Sinkgeschwindigkeit auf 7 m pro Stunde = 0,19 cm/sec. Die „mittlere Geschwindigkeitsänderung“ von $0,56 - 0,19 = 0,37$ cm/sec ist also eine der Gesamtenergieproduktion während dieser Zeit direkt proportionale Größe, die, verglichen mit den entsprechenden, bei anderen Versuchen erhaltenen Zahlen — unter

gleichzeitiger Berücksichtigung der Versuchsdauer (s. unten) —, erlaubt, die energetischen Leistungen der Larven in den verschiedenen Medien einander gegenüberzustellen.

Wir wollen nun ein — allerdings fingiertes — Beispiel für einen ganzen Versuch, also Protokoll, Berechnungen und graphische Darstellungen durchführen, um daran den oben skizzierten Gedankengang in allen Einzelheiten zu erläutern ¹⁾.

Tabelle 7.
Versuchsprotokoll.

Stunde	Minuten und Sekunden	Stand	Zeit der passiven Bewegungen	Bemerkungen
9	10 ⁰⁰ 10 ⁰⁵	160 50		
	20 ⁰⁰ 20 ⁰³	150 75		
		128—125	11 Sekunden	—
	30 ⁰⁰ 30 ⁰⁵	+25 —155		
		120—118	10 Sekunden	/
	40 ⁰⁰ 40 ⁰⁴	55 160		
		130—120	12 Sekunden	
	42 ⁰⁰	60		

Spalte 1 und 2 geben den genau festgestellten Zeitpunkt, Spalte 3 den zu diesen Zeiten beobachteten Stand der Larve an. Außerdem sind in Spalte 3 (Zeile 5, 8, 11) die Strecken durch ihre Endpunkte festgelegt, für welche eine passive Bewegung gemessen wurde. Spalte 4 gibt die für diese passiven Bewegungen erforderlichen Zeiten an. Als Bemerkungen sind in unserem Beispiel nur durch entsprechende Striche Angaben über die Lage der Larve während des passiven Sinkens zu finden.

1) Vgl. dazu auch die allgemeinen Bemerkungen über die Kurvenbilder in der Besprechung des Versuches 26 und 40.

Praktisch bedeutet die Tabelle folgendes:

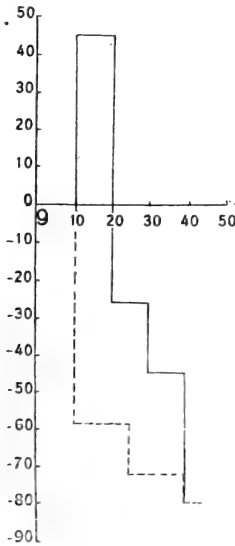
Um 9 h 10 min befindet sich die Larve, die kurz vorher in die Röhre eingeführt wurde, bei dem Punkt 160 der Zentimetereinteilung. Um zu verhindern, daß das Tier das obere Ende der Röhre erreicht, wird es durch Anlassen der Strömung in 5 Sekunden zum Punkt 50 hinabgespült. Von da aus gelangt die Larve durch abwechselndes aktives Schwimmen und passives Sinken schließlich bis zum Punkt 150; sie wird dann wieder hinabgespült bis zum Punkt 75. Zwischen 9 h 20 min und 9 h 30 min läßt die Energieproduktion der Larve nach; sie kann durch aktives Schwimmen nicht mehr das obere Ende des Rohres erreichen, sondern sinkt allmählich zum unteren Rohrende. Dies ist im Versuch um 9 h 30 min der Fall; die Larve ist jetzt bis zum Punkt 25 gesunken. Damit sie nicht in den Verbindungsschlauch zur nächsten Röhre eintritt, wird sie durch Anlassen der Strömung in die 2. Röhre hineingespült und zwar bis zum Punkt 155 derselben. Es findet also von 9 h 30 min bis 9 h 30 min 5 sec eine Überführung der Larve aus dem ersten als „positiv“ bezeichneten Rohr (Strömung des Wassers von oben nach unten) in die 2. „negative“ Röhre statt (Strömung von unten nach oben). Es ist dann von 9 h 40 min bis 9 h 40 min 4 sec ein nochmaliges Emporspülen der Larve von 55 bis 160 zu beobachten, aber schon um 9 h 42 min hat das Tier die Stelle 60 wieder erreicht. Da während der letzten Minute, auch selbst auf Reize hin, keine aktiven Bewegungen der Larve mehr stattfanden, wurde der Versuch um 9 h 42 min abgebrochen und die Larve aus dem Apparat herausgespült. Zwischen 9 h 20 min und 9 h 30 min; 9 h 30 min und 9 h 40 m; 9 h 40 min und 9 h 42 min wurde die passive Sinkgeschwindigkeit gemessen. In Wirklichkeit wurden, da die Größe der passiven Geschwindigkeit wechselt, diese Messungen viel häufiger angestellt, um aber das Beispiel nicht unnötig zu komplizieren, wurden nur 3 solche Messungen in dasselbe eingetragen.

b) Berechnungen.

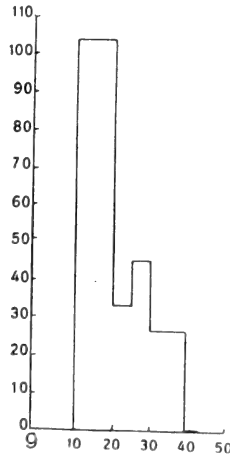
Da die aus den Protokollen abzuleitenden Endwerte auf wesentlich anderem Wege berechnet wurden, wie das in der Koch'schen Arbeit ausgeführt ist, so lassen wir eine eingehende Besprechung unserer Berechnungen folgen (s. Kurve 1 a). Spalte 1, 2, 3 entsprechen dem Protokoll, Spalte 4 gibt den durch die tatsächliche Bewegung zurückgelegten Weg in cm, Spalte 5 denselben in der

Tabelle 8.
I. Berechnung der tatsächlichen Geschwindigkeit.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Stunde	Minuten und Sekunden	Entsprechender Stand	Differenz in cm	Differenz im Koordinatenmaß in mm	Zeitdauer in Minuten	$\frac{\text{Weg}}{\text{Zeit}} = \frac{\text{mm}}{\text{Min}} = \text{tg} \alpha$	α
9	10 ⁰⁰	160					
	10 ⁰⁵	50	} +100	+10	10	1	+45°
	20 ⁰⁰	150					
	20 ⁰³	75	} -50	-5	10	-0,5	-26° 34'
	30 ⁰⁰	25					
	30 ⁰⁵	155	} -100	-10	10	-1	-45°
	40 ⁰⁰	55					
	40 ⁰⁴	160	} -100	-10	2	-5,0	-78° 41'
	42 ⁰⁰	60					



a



b

Kurve 1.

entsprechenden Verkleinerung für die graphische Darstellung an, Spalte 6 die Zeit, in der der betreffende Weg zurückgelegt wurde. Trägt man die in den Spalten 5 und 6 enthaltenen Größen in ein Koordinatensystem ein, dessen x-Achse als Zeitachse (1 mm = 1 Minute) und dessen y-Achse als Wegachse (1 mm = 10 cm) festgelegt wird, so ergibt sich ein Bild für die Geschwindigkeiten in den einzelnen Zeitintervallen. Die Geschwindigkeit ist nun gleich der Tangente des Winkels α , den die betreffende Strecke mit der positiven x-Achse bildet. Man kann deshalb auch die in Spalte 8 angegebenen Winkel α als Vergleichszahlen für die einzelnen Geschwindigkeiten in ein Koordinatensystem eintragen, dessen x-Achse wieder Zeitachse und dessen y-Achse die Winkel in Graden (1 mm = 1 Grad) angibt. Aus diesen Winkeln kann jederzeit der absolute Wert für die Geschwindigkeit in dem betreffenden Zeitintervall festgestellt werden, wenn für die Koordinatenmaße die wirklich beobachteten Zahlenwerte eingesetzt werden.

In der entsprechenden Weise, wie das oben für die Berechnung der Winkel angegeben ist, wurde in nachstehender Tabelle 9 die in den einzelnen Zeitintervallen beobachtete passive Geschwindigkeit in die Winkel β umgerechnet, und die Winkel α und β in das Koordinatensystem eingetragen (Kurve 1 a).

Tabelle 9.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
Stunde	Minuten und Sekunden	Größe der passiv zurück- gelegten Weg- strecke und die dazu gebrauchte Zeit	passive Geschwindig- keit in cm pro sec	Zeitintervall für un- veränderte passive Geschwindigkeit	Passiv zurückgelegter Weg in cm	Passiv zurückgelegter Weg im Koordinaten- maß (mm)	$\frac{\text{Weg}}{\text{Zeit}} =$ $\frac{\text{mm}}{\text{min}} = \text{tg } \beta$	β
9	10 ⁰⁰ 25 ⁰⁰	} 128—125 in 11"	—0,277	15	—250	—25,0	—1,666	—59°
	25 ⁰⁰ 40 ⁰⁰	} 120—115 in 10"	—0,500	15	—450	—45,0	—3,000	—72°
	40 ⁰⁰ 44 ⁰⁰	} 130—120 in 12"	—0,833	4	—200	—20,0	—5,000	—79°

In Kurve 1 b ist nun die mathematische Differenz der beiden in 1 a enthaltenen Kurven dargestellt.

Die Größe der in Kurve 1b dargestellten Winkel ist proportional¹⁾ der Differenz aus der tatsächlichen und passiven Geschwindigkeit (gemessen im Koordinatenmaß), d. h. proportional der durch aktives Schwimmen erreichten Geschwindigkeit. Das Kurvenbild bietet also einen Anhaltspunkt für die Beurteilung der energetischen Leistung der Larve in den einzelnen Zeitabschnitten. Nur die der Kurve 1b entsprechenden Darstellungen sind in den Text aufgenommen worden.

Es bleibt uns nun noch übrig, auf die Berechnung der oben erwähnten Geschwindigkeitsänderung hinzuweisen. Der während des ganzen Versuches tatsächlich zurückgelegte Weg ergibt sich durch Addition der in Spalte 4 der Tabelle 8 angegebenen Größen. Er beträgt in unserem Falle 150 cm, die in negativer Richtung (nach unten) zurückgelegt wurden. Um diese 150 cm bei der tatsächlichen Bewegung zu sinken, braucht die Larve 32 Minuten (Spalte 1 und 2). Also ist die mittlere tatsächliche Geschwindigkeit = $-0,08$ cm/sec. Die mittlere passive Geschwindigkeit ist = $-0,44$ cm/sec. Denn der ganze passiv zurückgelegte Weg beträgt 900 cm (Tabelle 9, Spalte 6), die dazu notwendige Zeit 34 Minuten (Tabelle 9, Spalte 1 und 2). Folglich ist die mittlere Geschwindigkeitsänderung $-0,36$ cm/sec, d. h. statt während des ganzen Versuches mit einer mittleren passiven Geschwindigkeit von $-0,44$ cm/sec zu sinken, sinkt das Tier — dank seiner Energieproduktion — nur $-0,08$ cm/sec. Um 9 h 40 min, d. h. 30 Minuten nach Versuchsbeginn hört, — wie aus Kurve 1b zu ersehen ist, die Energieproduktion auf; denn tatsächliche und passive Geschwindigkeit sind von diesem Zeitpunkt an gleich groß. Da die Größe der energetischen Leistung außer von der mittleren Geschwindigkeitsänderung auch von der Zeitdauer abhängig ist, für die diese Geschwindigkeitsänderung festgestellt werden konnte, so kann das Produkt dieser beiden Größen ($0,36 \cdot 30 = 10,80$) als Vergleichszahl für die Energieproduktion in den einzelnen Versuchen herangezogen werden.

1) Da die Winkel ihren Tangensfunktionen nicht proportional sind, so wird schon durch die Verwendung der Winkel an Stelle der den Geschwindigkeiten entsprechenden Tangenten auf Proportionalität verzichtet. Ferner gibt die in Kurve 1b gegebene Differenz der Winkel ($\alpha - \beta$) kein richtiges Bild für die Schwimmgeschwindigkeit, d. i. für die Differenz der Geschwindigkeiten ($\text{tga} - \text{tg}\beta$), weil $\text{tga} - \text{tg}\beta$ keineswegs proportional $\alpha - \beta$ ist. Mehr als einen „Anhaltspunkt“ kann das Kurvenbild also nicht geben. (Anm. des Herausgebers.)

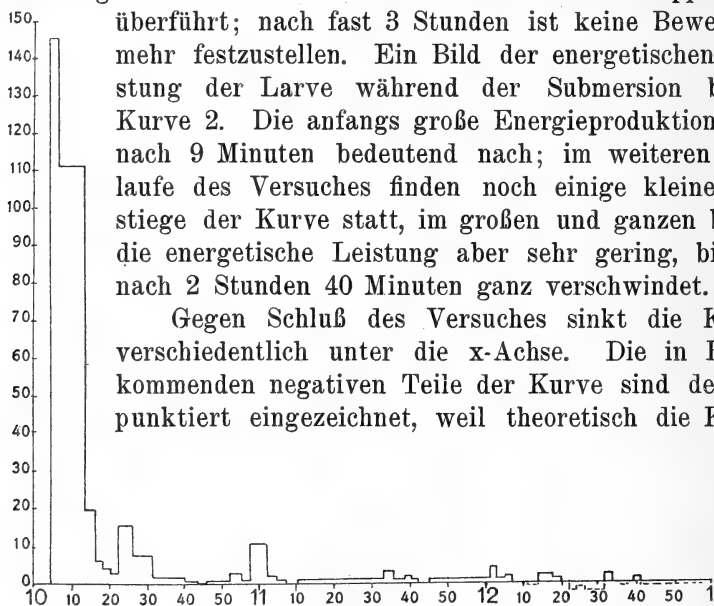
III. Submersionsversuche.¹⁾

a) Vorbereitungsmedium: Na_2SO_4 , Versuchsmedium: Leitungswasser.

Bei diesen Versuchen werden die Larven zuerst in eine Na_2SO_4 -Lösung gebracht, nach einer bestimmten, im Protokoll genau festgelegten Zeit in die Apparatur überführt und in Leitungswasser beobachtet.

Versuch 26 (Kurve 2).

Für den 1. Submersionsversuch wird eine „große“ Larve in $\frac{n}{64}\text{Na}_2\text{SO}_4$ 47 Stunden „vorbereitet“. Während dieser Zeit konnte keine Häutung beobachtet werden. Sie wird dann in die Apparatur überführt; nach fast 3 Stunden ist keine Bewegung mehr festzustellen. Ein Bild der energetischen Leistung der Larve während der Submersion bietet Kurve 2. Die anfangs große Energieproduktion läßt nach 9 Minuten bedeutend nach; im weiteren Verlaufe des Versuches finden noch einige kleine Anstiege der Kurve statt, im großen und ganzen bleibt die energetische Leistung aber sehr gering, bis sie nach 2 Stunden 40 Minuten ganz verschwindet.



Kurve 2.

Energiekurve einer Larve in Leitungswasser, nach Vorbereitung in $\frac{n}{64}\text{Na}_2\text{SO}_4$.

1) Die aus den einzelnen Kurven berechneten Werte sind in Tabelle 10, S. 275—277 zusammengestellt.

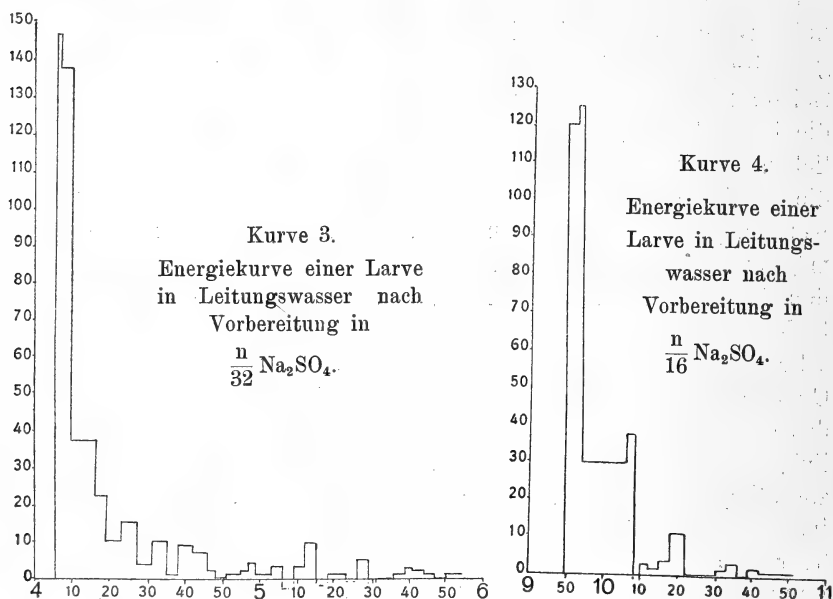
nicht negativ werden kann. Denn wir sind ja von dem Gedanken ausgegangen, daß die tatsächliche (= aktive + passive) Geschwindigkeit immer größer ist als die passive Geschwindigkeit oder höchstens mit dieser zusammenfällt. Diese Annahme gründet sich auf die Beobachtung, daß die Larve fast immer während der Submersion aktiv nach oben schwimmt, wie das ihrer Stellung (Kopf nach unten) entspricht. Es kommt aber nun gelegentlich vor, daß das Tier in der Röhre sich um 180° dreht und dann eine Strecke weit (Kopf nach oben) abwärts schwimmt. In diesem Falle kann natürlich die durch aktives Schwimmen erreichte Sinkgeschwindigkeit größer werden als die für den betreffenden Zeitabschnitt festgestellte passive Sinkgeschwindigkeit, d. h. die Kurve muß für dieses Zeitintervall negativ werden. Außerdem kann es vorkommen, daß die beobachtete passive Sinkgeschwindigkeit nicht ganz der wirklichen passiven Sinkgeschwindigkeit entspricht. Idealerweise müßte ja die passive Sinkgeschwindigkeit für jeden Zeitpunkt genau bestimmt werden, praktisch muß man sich aber damit begnügen, diese Größe möglichst oft festzustellen und dann für ein bestimmtes Zeitintervall den Mittelwert zu wählen. Gibt dieser Mittelwert aber eine zu kleine Sinkgeschwindigkeit an, so daß die tatsächliche Sinkgeschwindigkeit größer ist als die passive, so muß auch aus diesem Grunde die Kurve negativ werden. Eine ungenaue Bestimmung des oben genannten Mittelwertes wird aber dann sehr leicht möglich, wenn das Tier andauernd zwischen der Vertikal- und Horizontallage wechselt (s. unten: Lageänderungen). Außerdem können immer dann Ungenauigkeiten des Kurvenbildes entstehen, wenn das Tier sich an der Wand der Glasröhre festzusetzen versucht. Durch ganz schwaches und kurzes Anlassen der Strömung wurde die Larve in allen solchen Fällen möglichst schnell wieder losgespült.

Diese Fehlerquellen liegen mehr oder weniger bei allen Versuchen vor. Sie beeinträchtigen das Kurvenbild im ganzen aber so wenig, daß trotzdem ein Vergleich der einzelnen Darstellungen miteinander möglich ist.

Versuch 27 (Kurve 3).

Für diesen Versuch bleibt die Larve 29 Stunden in einer $\frac{n}{32}$ Na_2SO_4 -Lösung, ehe sie in das Leitungswasser der Apparatur überführt wird. Die Kurve für die Arbeitsleistung ist ähnlich der vorhergehenden. Zunächst findet wieder lebhaftere Bewegung

wegung statt, die aber schon nach 4 Minuten stark nachläßt. Nach dem 1. steilen Kurvenabfall senkt sich dann die Kurve allmählich, steigt noch ab und zu etwas an und klingt dann langsam aus. Auch diese Kurve sinkt stellenweise unter die x-Achse und zwar — wie aus dem Protokoll hervorgeht — deshalb, weil sich das Tier verschiedentlich mit den Borsten des letzten Abdominalsegmentes an der Wandung der Glasröhre festgesetzt hat. Die Versuchsdauer beträgt knapp 2 Stunden, also etwa $\frac{2}{3}$ von der im vorigen Versuch beobachteten Submersionsdauer.



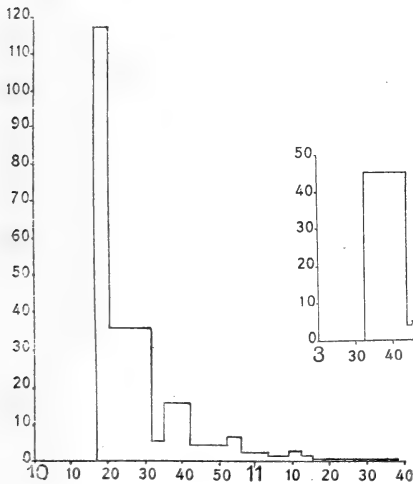
Versuch 28 (Kurve 4).

Dieser Versuch war von noch kürzerer Dauer. Nach einer Stunde zeigte die Larve kein Lebenszeichen mehr. Vor der Submersion wird sie 87 Stunden in einer $\frac{n}{16} \text{Na}_2\text{SO}_4$ -Lösung gehalten. Beim Überführen in die Apparatur zeigt sie zunächst das Bestreben, sich an den Wänden der Röhre festzuheften. Dieses Verhalten kommt in der Kurve (Kurve 4) vielleicht dadurch zum Ausdruck, daß nicht sofort, sondern erst nach 3 Minuten der höchste Punkt erreicht wird. Die Energieproduktion läßt aber bald nach, wie aus dem steilen Fall der Kurve ersichtlich ist. Nach verschiedenen Perioden

schwacher Energieproduktion tritt Lethargie ein. Typisch sind auch in diesem Versuch wieder die zunächst lebhaften Bewegungen der Larve, die schnell abflauen und allmählich ganz aufhören.

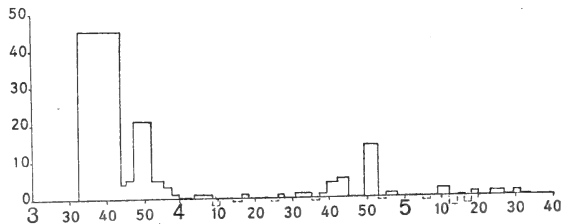
Versuch 29 (Kurve 5).

Vorbereitungsmedium: 23 Stunden $\frac{n}{8}$ Na_2SO_4 . Schon nach 3 Minuten Submersionsdauer sinkt die Energieproduktion stark, um dann verhältnismäßig schnell ihr Ende zu erreichen. Nach einer knappen Stunde ist der Versuch erledigt. Die $\frac{n}{8}$ Na_2SO_4 -Lösung



Kurve 5.

Energiekurve einer Larve in Leitungswasser nach Vorbereitung in $\frac{n}{8}$ Na_2SO_4 .



Kurve 6.

Energiekurve einer Larve in Leitungswasser nach Vorbereitung in $\frac{n}{4}$ Na_2SO_4 .

muß also in 23 Stunden ziemlich stark schädigend auf den Gesamtorganismus gewirkt haben, so daß seine Arbeitsleistung und Widerstandskraft bei der Submersion sehr vermindert ist.

Versuch 30 (Kurve 6).

Als stärkste Konzentration wurde bei Na_2SO_4 als Vorbereitungsmedium die $\frac{n}{4}$ -Lösung benutzt. Nachdem die Larve 4 Stunden darin zugebracht hat, wird sie im Submersionsapparat untersucht. Die

aktive Bewegung der Larve ist von Anfang an viel geringer als in den Versuchen 26—29. Nach einer halben Stunde hört fast jede Bewegung auf, um nach 50 Minuten noch mal kurz aufzuleben und dann langsam zu erlöschen. Die erlangte aktive Geschwindigkeit des Tieres ist während der ganzen Submersionsdauer viel weniger lebhaft als in den vorhergehenden Versuchen, doch ist die Widerstandskraft der Larve verhältnismäßig groß; denn erst nach 2 Stunden konnte der Versuch als beendetigt gelten.

Versuch 31 (Kurve 7).

Kontrollversuch. Vorbereitung: Aquarium.

Vergleichen wir die Versuche 26—30 untereinander und mit einem Kontrollversuch, bei dem das Tier aus dem Aquarium direkt in Leitungswasser submergiert wird, so sieht man, daß Na_2SO_4 als Vorbereitungsmedium je nach der Stärke der Konzentration und der Dauer der Vorbereitungszeit einen stark schädigenden Einfluß auf *Culex*-Larven ausübt. Auffallend ist der Unterschied vor allem in der Energieproduktion; denn im Normalversuch fällt die Kurve erst nach etwa 45 Minuten langsam ab.

In bezug auf die Versuchsdauer läßt sich bei einem Vergleich der Kurven 2—6 mit 7 allerdings kein endgültiges Urteil über die Bedeutung von Na_2SO_4 als Vorbereitungsmedium abgeben, da der Versuch 31 vorzeitig abgebrochen werden mußte. Wie aber aus Tabelle 11 zu ersehen ist, können wir im Durchschnitt 150 Minuten Dauer für einen normalen Versuch annehmen, also einen Wert, der nur in Versuch 26 übertroffen, in den übrigen Na_2SO_4 -Versuchen aber nicht erreicht wird.

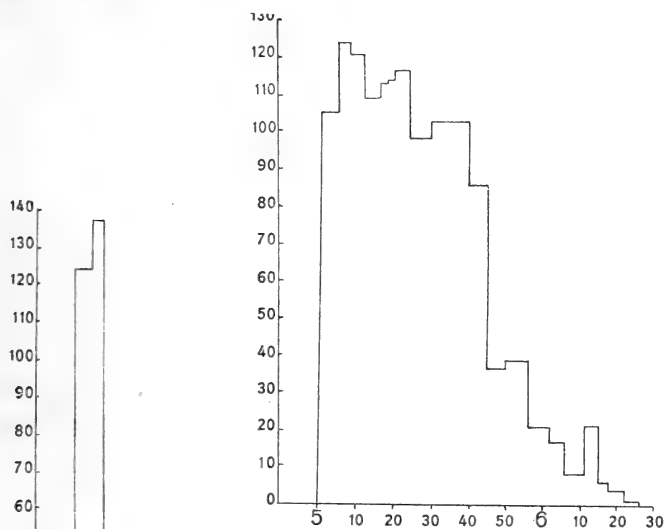
Eine Gasabscheidung durch das Stigma des Atemtubus findet in keinem Falle statt. Selbst ein Ansammeln von Gas an der Wurzel des Atemtubus, wie es in späteren Versuchen häufiger auftrat, konnte nicht beobachtet werden.

b) Vorbereitungsmedium: KCl; Versuchsmedium:
Leitungswasser.

Versuch 32 (Kurve 8).

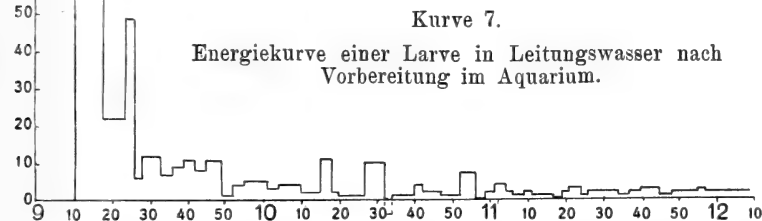
Nachdem die Larve 15 Stunden in $\frac{n}{64}$ KCl zugebracht hat, wird sie in die Apparatur überführt. Sie entfaltet dort nicht gleich ihre volle Energie, sondern erst nach 5 Minuten wird der höchste Punkt

der Kurve erreicht. Dann tritt ein steiler Abfall ein. Nach nochmaligem Anstieg der Kurve wird die aktive Bewegung immer geringer, bis nach 3 Stunden der Versuch abgebrochen wird, weil über irgendwelche Gasabscheidung keine Beobachtung gemacht werden kann.



Kurve 7.

Energiekurve einer Larve in Leitungswasser nach Vorbereitung im Aquarium.



Kurve 8.

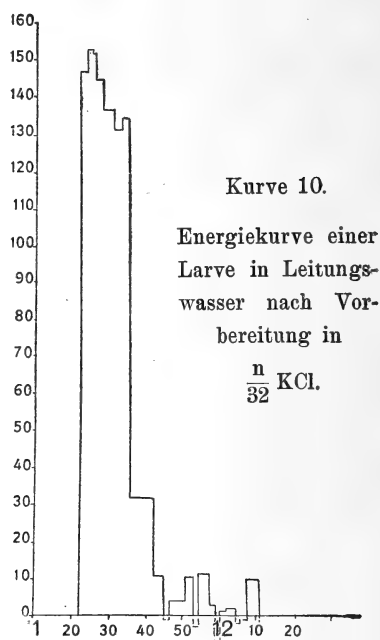
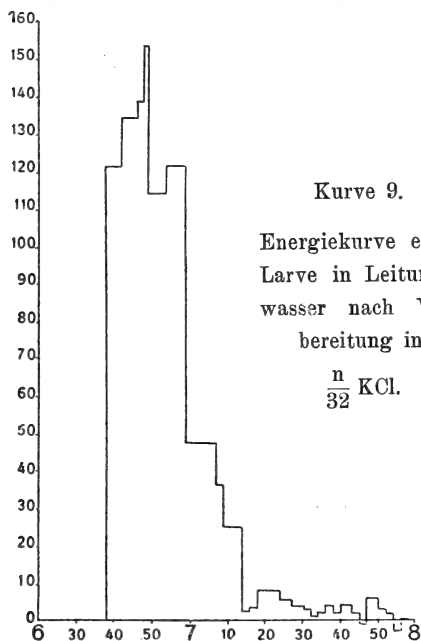
Energiekurve einer Larve in Leitungswasser nach Vorbereitung in $\frac{n}{64}$ KCl.

Versuch 33 (Kurve 9).

Vorbereitungszeit: 102 Stunden $\frac{n}{32}$ KCl.

Nach Überführung in die Apparatur zeigt sich — in noch weit auffallenderer Weise als in Kurve 4, 7 und 8 — eine allmähliche Zunahme der Energieproduktion. Das Bestreben der Larve, sich an der Glaswand anzuheften, machte sich besonders bei Versuchsbeginn störend bemerkbar. Zum Teil ist es auf dieses Verhalten

des Tieres zurückzuführen, daß es im Kurvenbild erst nach 10 Minuten zur energetischen Maximalleistung kommt. Zum Teil ist diese Erscheinung aber zweifellos auch physiologisch bedingt; denn wir werden in einer Anzahl weiterer Versuche, bei denen ein Anheften des Tieres nicht stattgefunden hat, wieder dieselbe Erfahrung machen. Der Abfall der Kurve erfolgt zunächst langsam; um 7 h tritt dann ein starkes Nachlassen der Energieproduktion ein, und während der letzten halben Stunde bleibt dieselbe äußerst gering.

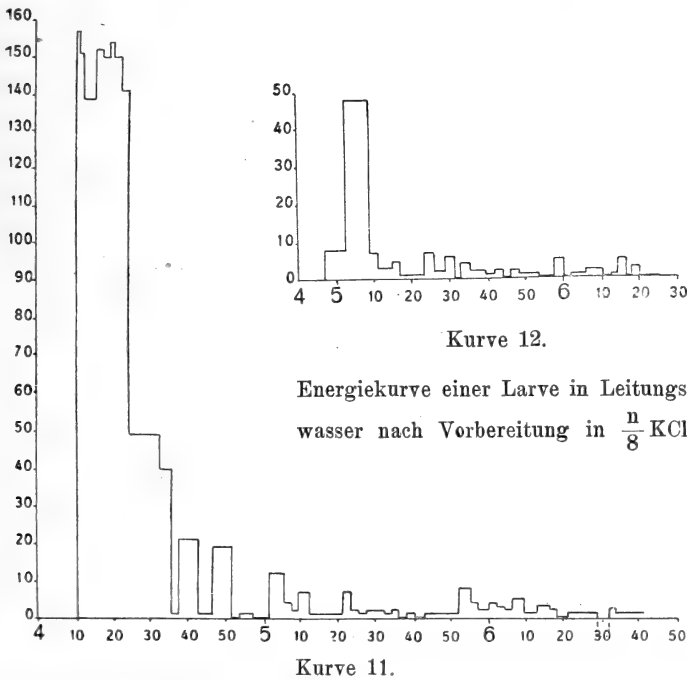


Versuch 34 (Kurve 10).

Das Vorbereitungsmedium war dasselbe wie im vorigen Versuch, die Vorbereitungszeit betrug 96 Stunden. Die größte Endproduktion trat 2 Minuten nach Submersionsbeginn ein. Die Kurve bewegt sich anfänglich auf ungefähr gleicher Höhe, bis nach 13 Minuten ein steiler Abfall erfolgt. Kleine Erhebungen über die x-Achse, die keiner nennenswerten Arbeitsleistung mehr entsprechen, charakterisieren das Verhalten des Tieres bis zum Versuchsschluß.

Versuch 35 (Kurve 11).

Zur Vorbereitung wird eine Larve 7 Stunden in einer $\frac{n}{16}$ KCl-Lösung gehalten, dann wurde sie in das Leitungswasser des Apparates gebracht. Sie zeigt in den ersten 14 Minuten lebhaft aktive Bewegung mit nur geringfügigen Schwankungen in bezug auf die Energieproduktion. Nach dieser Zeit sinkt die Energieproduktion auf ungefähr $\frac{1}{3}$ ihres anfänglichen Wertes, und nach weiteren 11 Minuten nähert sich die Kurve in jähem Abfall der x-Achse. Im weiteren Verlaufe des Versuches werden die Erhebungen der Kurve immer kleiner und seltener bis der Versuch nach $2\frac{1}{2}$ Stunden Versuchsdauer erledigt ist.



Energiekurve einer Larve in Leitungswasser nach Vorbereitung in $\frac{n}{16}$ KCl.

Versuch 36 (Kurve 12).

Lebt die Larve vor dem Submersionsversuch 30 Stunden in einer $\frac{n}{8}$ KCl-Lösung, so ist ihre Fähigkeit, aktiv zu schwimmen, äußerst gering. Erst nach 5 Minuten Versuchsdauer kommt es zur

energetischen Maximalleistung. Aber schon nach weiteren 6 Minuten läßt die erhöhte Energieproduktion bedeutend nach, es tritt ein Zustand minimaler Leistungsfähigkeit ein, der in völlige Lethargie übergeht. Während des letzten Teiles des Versuches bestehen die Bewegungen der Larve nur in krampfartigem, mehr oder weniger heftigem Zucken.

Versuch 37 (Kurve 13).

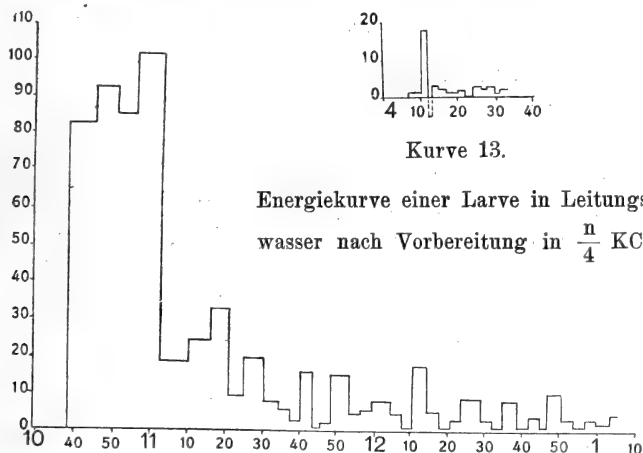
Wählt man $\frac{n}{4}$ KCl als Vorbereitungsmedium, so wird die energetische Leistung noch geringer als in Versuch 36. Wenn eine Larve $3\frac{1}{2}$ Stunden in einer solchen Lösung zugebracht hat, so ist ihre Lebenskraft nur noch äußerst gering. Bringt man sie nun in das Leitungswasser der Apparatur, so reagiert sie zunächst fast gar nicht: anfänglich sehr kleine Erhebung der Kurve über die x-Achse. Es folgt eine ganz kurze Zeit größerer Energieentfaltung, die aber bald wieder nachläßt, um schließlich ganz aufzuhören. Die Larve verhält sich also während der Submersion etwa so, wie es ein weniger geschädigtes Tier erst am Ende eines Versuches tut, ein Beweis für die stark schädigende Wirkung der $\frac{n}{4}$ KCl-Lösung.

Wenn man die Submersionskurven der in KCl vorbereiteten Larven miteinander vergleicht, so fällt der große Unterschied in der Energieproduktion zwischen den Kurven 8—11 einerseits und 12 und 13 andererseits auf. Während bei einer Vorbereitung in $\frac{n}{64}$, $\frac{n}{32}$ und $\frac{n}{16}$ KCl stets eine anfänglich große, etwa 20—30 Minuten anhaltende energetische Leistung zu beobachten ist, bleibt die Energieproduktion bei Anwendung von $\frac{n}{8}$ und $\frac{n}{4}$ KCl durchweg gering und erlangt nur vorübergehend einen merklich größeren Wert. Das Wesentliche ist, daß auch bei dieser Versuchsgruppe keine Abgabe von Gasblasen beobachtet werden konnte.

c) Vorbereitungsmedium: Aquariumswasser;
Versuchsmedium: KCl.

Versuch 38 (Kurve 14).

Für den ersten Versuch wurde als Submersionsflüssigkeit eine $\frac{n}{8}$ KCl-Lösung benutzt. Eine besondere „Vorbereitung“ in Salzwasser fand nicht statt, sondern die Larve wurde gleich aus dem

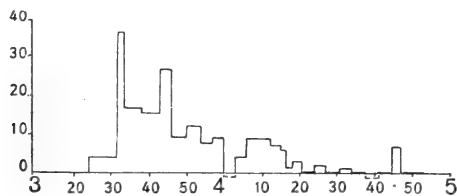


Kurve 13.

Energiekurve einer Larve in Leitungswasser nach Vorbereitung in $\frac{n}{4}$ KCl.

Kurve 14.

Energiekurve einer Larve in $\frac{n}{8}$ KCl nach Vorbereitung in Aquariumswasser.



Kurve 15.

Energiekurve einer Larve in $\frac{n}{4}$ KCl nach Vorbereitung in Aquariumswasser.

Aquarium in die Apparatur gebracht. Unmittelbar nach dieser Überführung ist eine lebhaftere Bewegung des Tieres zu beobachten, die aber noch langsam zunimmt und nach 18 Minuten ihre größte Stärke erreicht. 25 Minuten nach Versuchsbeginn erfolgt ein plötz-

liches Nachlassen der Energieproduktion. Zu größeren energetischen Leistungen fehlt dem Tier im weiteren Verlauf des Versuches die Kraft; die Erhebungen der Kurve über die x-Achse werden immer geringer. Nach $2\frac{1}{2}$ Stunden Dauer wird der Versuch abgebrochen, da keine Gasblasen am Atemsiphon aufgetreten sind.

Versuch 39 (Kurve 15).

Vorbereitung: Aquariumswasser.

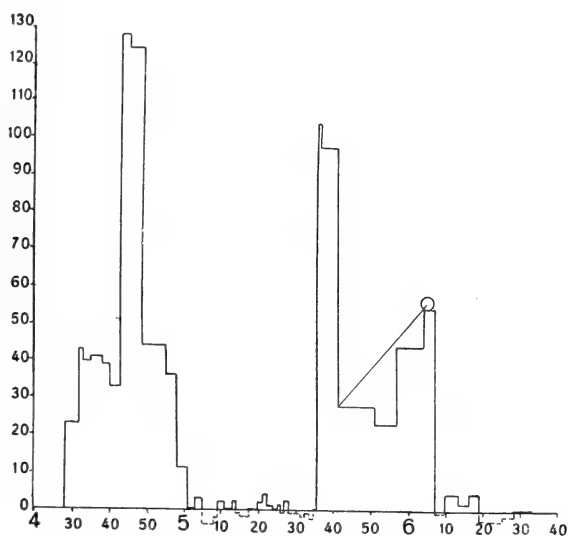
Submersionsmedium: $\frac{n}{4}$ KCl.

Die Energiekurve zeigt zunächst nur eine geringe Erhebung über die x-Achse; für das betreffende Zeitintervall ist im Protokoll vermerkt, daß die Larve aktiv auf- und abwärts schwimmt, so daß durch dieses Verhalten des Tieres die geringe Erhebung der Kurve zum Teil erklärlich wird. Es tritt dann ein größerer Anstieg der Kurve ein, der aber nicht die Höhe erreicht, wie wir es bei den meisten anderen Kurven gesehen haben. Die energetischen Leistungen lassen im weiteren Verlaufe der Submersion langsam nach; nach $1\frac{1}{2}$ Stunden ist der Versuch beendet. Im vorliegenden Falle kann zum ersten Male beobachtet werden, daß in dem in den beiden letzten Abdominalsegmenten gelegenen Abschnitt der Haupttracheenstämme deutlich eine Gasansammlung stattfindet.

Versuch 40 (Kurve 16).

Vorbereitung und Versuchsmedium wie im vorigen Versuch. Die aktive Bewegung der Larve ist anfangs ziemlich gering, sie wird aber allmählich stärker, um nach 15 Minuten plötzlich ein Maximum zu erreichen. Nach 6 weiteren Minuten läßt die Energie bedeutend nach, wird immer geringer, und schließlich hört die Energieproduktion fast ganz auf. Nach einer halben Stunde steigt die Kurve zu einem zweiten Maximum an, sinkt aber bald wieder ziemlich stark, um dann nochmals einen dritten, wenn auch weit geringeren Höhepunkt zu erreichen. Nach dieser Zeit nähert sich die Kurve sehr schnell der x-Achse und nach weiteren 25 Minuten kann der Versuch als erledigt angesehen werden. Auffallend ist im vorliegenden Falle, daß die Energieproduktion mitten im Versuch für die Dauer einer halben Stunde vollständig aussetzt. Während dieser Zeit hat sich am Thorax und an den Stigmen des letzten Abdominalsegmentes je eine dicke Luftblase festgesetzt. Solange die Luftblasen der Larve

anhaften, fand keine Bewegung des Tieres statt. Nachdem durch heftiges Klopfen an der Röhrenwand die Wassersäule derartig erschüttert worden ist, daß die Luftblasen sich vom Körper des Tieres loslösen, setzt die Bewegung der Larve mit neuer Kraft ein. Da während der halbstündigen Ruhe des Tieres keine Energie verbraucht worden ist, kann nach dieser Periode die Energieproduktion mit voller Kraft wieder einsetzen, also zu einer Zeit, zu der normalerweise das Tier sich schon dem lethargischen Zustand nähert. In bezug auf die Tracheenfunktion konnte folgende Beobachtung



Kurve 16.

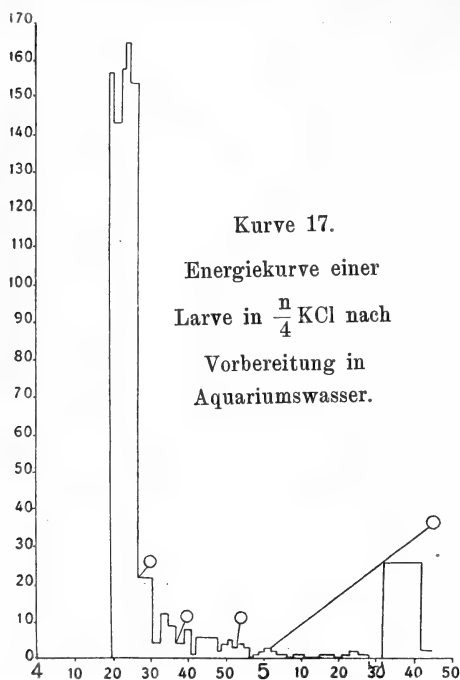
Energiekurve einer Larve in $\frac{n}{4}$ KCl nach Vorbereitung in Aquariumswasser.

gemacht werden. Zwischen 5 h 40 min und 6 h zeigen sich zeitweise am Stigma des Atemrohres kleine Gasblasen, die aber nach dem Erscheinen sofort wieder in die Tracheen des Tubus hineingezogen werden. In der Kurve ist diese Tatsache durch einen Strich gekennzeichnet, der an der Stelle beginnt, an der zeitlich die Beobachtung zum ersten Male gemacht wird. In dem zwischen Anfangs- und Endpunkt des Striches gelegenen Zeitintervall bleibt die Gasblase am Stigma dauernd sichtbar oder erscheint und verschwindet wieder in kurzen Zeitabschnitten. Wird die Gasblase schließlich abgegeben, so ist der am Ende der Strecke eingezeichnete Kreis durchstrichen; ist das nicht der Fall,

so verschwindet die Gasblase nach dieser Zeit nicht, oder aber es handelt sich nur um ein verschiedentliches „Aufblitzen“ der Gasblase am Stigma, in dem sie nach dieser Zeit auch wieder endgültig verschwindet.

Versuch 41 (Kurve 17).

Auch hier sind Vorbereitungs- und Versuchsmedium die gleichen wie in Versuch 39. Zunächst zeigt die Larve eine starke aktive



Bewegung, die nach 8 Minuten plötzlich sehr stark nachläßt, immer geringer wird, bis sie fast verschwindet. Erst gegen Ende des Versuches kommt es nochmals zu einer größeren Kraftentfaltung des Tieres, wohl als Ausdruck einer starken Excitation vor Eintritt völliger Lethargie. Der Versuch ist nach einer Dauer von 85 Minuten beendet. Von 4 h 27 min bis 4 h 30 min erscheinen am Ende des Atemtubus kleine Gasblasen, die aber sofort wieder in die Atemröhre zurücktreten. Die Erscheinung wiederholt sich an den weiteren, in der Kurve durch Striche mit Kreisen eingezeichneten Stellen. Die 5 h 7 min er-

scheinende Luftblase ist zunächst verschwindend klein; sie wird aber nicht wieder in die Tracheen zurückgezogen, sondern wird nach und nach größer und bleibt bis zum Versuchsschluß am Siphon sitzen.

Werden vorher nicht in Salzwasser gehaltene Larven in KCl-Lösungen submergiert, so zeigt sich bei Anwendung einer starken Konzentration ($\frac{n}{4}$) eine anormale Funktion des Tracheensystems, die je nach dem physiologischen Zustand des Tieres mehr oder

weniger stark ausgeprägt sein kann. Im Versuch 39 kommt es nur zu einer Ansammlung von Gas in den Tracheen am Grunde der Atemröhre, in Versuch 40 handelt es sich um ein „Aufblitzen“ von Gasblasen, und in Versuch 41 kommt es schließlich zur Bildung einer allmählich immer größer werdenden Gasblase am Abdominalstigma.

d) Vorbereitungsmedium: KCl; Versuchsmedium: KCl.

Versuche 42 und 43.

Nachdem sich die schädigende Wirkung in bezug auf die Tracheenfunktion von starken KCl-Lösungen herausgestellt hatte, mußte die Frage experimentell geprüft werden, ob diese Wirkung auch eintritt, wenn das Tier in einer entsprechenden Lösung vorbehandelt wird. Deshalb kam in Versuch 42 die Larve zunächst für 7 Stunden in $\frac{n}{8}$ KCl und wurde dann in demselben Medium submergiert. Der Erfolg in bezug auf die Gasblasenabgabe war negativ, die Energieproduktion verhältnismäßig sehr groß.

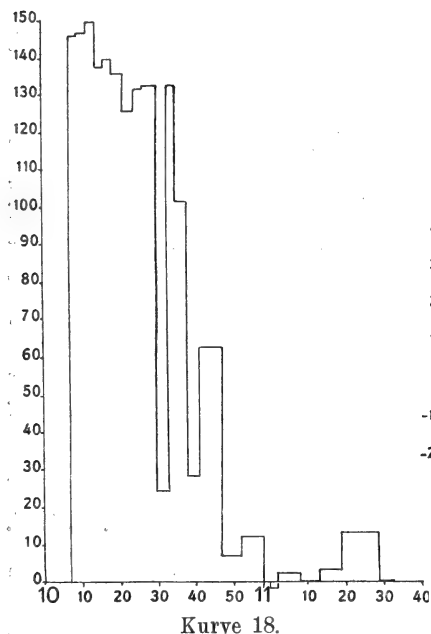
Es wurden nun in Versuch 43 stärkere Medien angewandt. Vorbereitungszeit: 3 Stunden $\frac{n}{4}$ KCl; Submersionsflüssigkeit: $\frac{n}{4}$ KCl. Die Energie blieb, wie nach Anwendung des stark schädigenden Vorbereitungsmediums zu erwarten war, während der ganzen Submersion gering. Gleich zu Beginn des Versuches bildete sich aber am Atemsipho eine kleine Gasblase, die nach 9 Minuten, ohne sich vorher wesentlich vergrößert zu haben, abgegeben wurde. Erst nach dieser Zeit trat die energetische Maximalleistung des Tieres ein. Eine zweite, ebenfalls klein bleibende Gasblase erschien 19 Minuten nach Versuchsbeginn, haftete 7 Minuten an der Atemröhre und wurde dann abgegeben.

Aus diesen Versuchen ist zu ersehen, daß $\frac{n}{8}$ KCl in allen Fällen wirkungslos bleibt, und daß die $\frac{n}{4}$ KCl-Lösung nur dann schädigend auf die Funktion des Tracheensystems einwirkt, wenn das Salz zum Submersionsversuch allein oder zur Vorbereitung und zur Submersion verwandt wird.

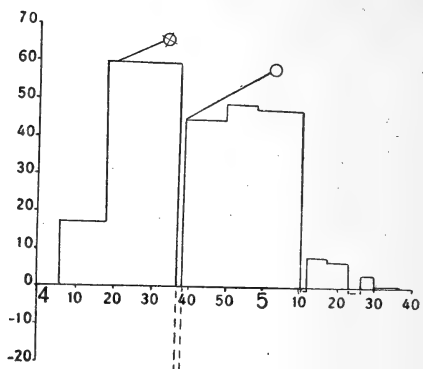
e) Vorbereitungsmedium: Aquariumswasser;
Versuchsmedium: NaCl.

Versuch 44 (Kurve 18).

Da nach den bisherigen Versuchen anzunehmen war, daß erst eine starke Salzlösung eine anormale Funktion des Tracheensystems zur Folge hat, wurde zu diesem Versuch eine $\frac{n}{2}$ -NaCl Lösung be-



Energiekurve einer Larve in $\frac{n}{2}$ NaCl
nach Vorbereitung in Aquariumswasser.



Energiekurve einer Larve in
 $\frac{n}{1}$ NaCl

nach Vorbereitung
in Aquariumswasser.

nutzt. Die Larve wird direkt aus dem Aquarium in den mit der $\frac{n}{2}$ -NaCl-Lösung gefüllten Apparat gebracht. Die Energieproduktion der Larve ist relativ groß, wie in den meisten Fällen, in denen das Tier nicht in einem stark schädigenden Medium vorbereitet wird. Auffallend sind die beiden Minima der Kurve in dem ersten Teil des Versuches, die einer jeweils 3 Minuten anhaltenden, stark verminderten Energieproduktion der Larve entsprechen. Während der 80 Minuten Versuchsdauer konnte in bezug auf die Funktion des Tracheensystems nichts Auffallendes beobachtet werden.

Versuch 45 (Kurve 19).

Der nun folgende Versuch wurde mit einer noch stärkeren Kochsalzlösung, $\frac{n}{1}$ NaCl, ausgeführt. Da das Tier anfänglich große Strecken abwärtsschwimmt, ist während der ersten 13 Minuten die Erhebung der Kurve verhältnismäßig gering. Im weiteren Verlaufe des Versuches hört das Abwärtsschwimmen auf, nur zwischen 4 h 38 min und 4 h 39 min setzt noch einmal eine lebhafte aktive Abwärtsbewegung ein, so daß die Kurve an dieser Stelle bedeutend unter die x-Achse sinkt. Zweimal treten Gasblasen am Stigma auf. Im 1. Falle wird die Gasblase abgeschleudert, im 2. handelt es sich um ein mehrmaliges sogenanntes „Aufblitzen“ von Gasblasen; es kommt aber nicht mehr zur Abgabe einer solchen.

Auch bei den Versuchen dieser Gruppe zeigt sich somit wieder, daß nur eine stark schädigende Lösung die normale Funktion des Tracheensystems störend beeinflusst.

f) Vorbereitungsmedium: NaCl; Versuchsmedium: NaCl.

Versuche 46 und 47.

Versuch 46: Vorbereitung: 75 Minuten $\frac{n}{2}$ NaCl, Versuchsmedium: $\frac{n}{2}$ NaCl.

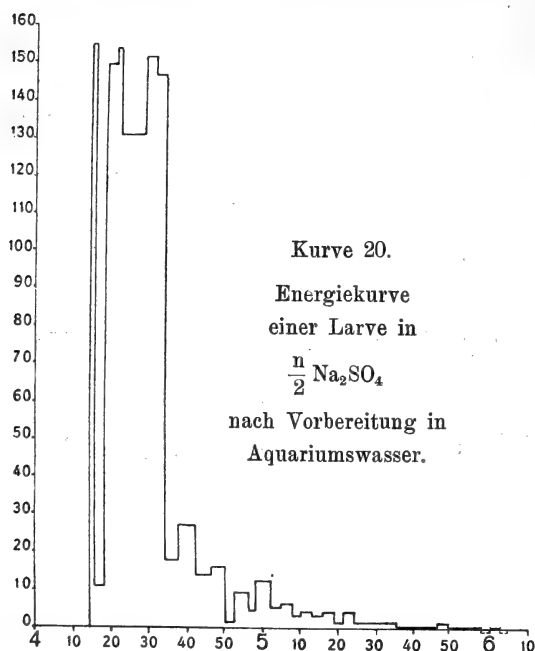
Versuch 47: Vorbereitung: 75 Minuten $\frac{n}{1}$ NaCl, Versuchsmedium: $\frac{n}{1}$ NaCl.

In diesen Versuchen ist die Energieproduktion klein, da die Larven bei Versuchsbeginn infolge der Vorbehandlung schon stark geschwächt sind. In beiden Fällen treten Gasblasen auf; in Versuch 46 werden 2 abgegeben, in Versuch 47 kommt es eine Zeitlang zum Aufblitzen einer Gasblase, eine kleine Gasblase wird abgegeben, und bei Versuchsschluß sitzt eine solche am Stigma der Atemröhre.

g) Vorbereitungsmedium: Aquariumswasser;
Versuchsmedium: Na_2SO_4 .

Versuch 48 (Kurve 20).

Mit Na_2SO_4 als Versuchsmedium wurde nur ein Versuch angestellt und zwar mit der $\frac{n}{2}$ -Lösung. Der unmittelbar nach Versuchsbeginn einsetzenden großen Energieproduktion folgt schon nach einer



Minute ein starkes Nachlassen in der Bewegung, so daß nach dem 1. Maximum ein 3 Minuten anhaltendes Minimum einsetzt. Von 4 h 19 min ab verläuft der Versuch normal. Die energetische Maximalleistung erreicht um 4 h 34,5 min ihr Ende. Von da bis zum Schluß findet ein allmählicher Übergang zur Lethargie statt. Von einer Gasabgabe konnte nichts beobachtet werden.

In der angewandten Konzentration wirkt also Na_2SO_4 noch nicht störend auf den normalen Atemmechanismus ein. Ob das bei Benutzung einer stärkeren Lösung auch der Fall ist, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen.

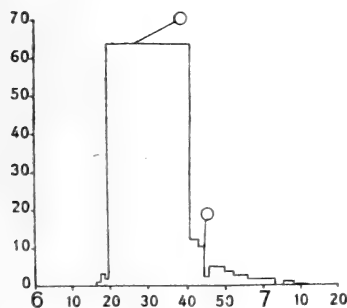
h) Vorbereitungsmedium: Aquariumswasser;
Versuchsmedium: HgCl_2 .

Da, wie in der Einleitung zu Teil B ausgeführt ist, HgCl_2 als Submersionsmedium ursprünglich nicht vorgesehen war, so mußten zunächst Züchtungsversuche mit diesem Salz angestellt werden, um den Schädigungsgrad desselben beurteilen zu können. Es zeigte

sich, daß die Larven in einer $\frac{n}{40}$ -Lösung nach 2 Stunden tot sind, in einer $\frac{n}{20}$ -Lösung schon nach 1 Stunde. Beide Konzentrationen wurden zu Versuchen benutzt.

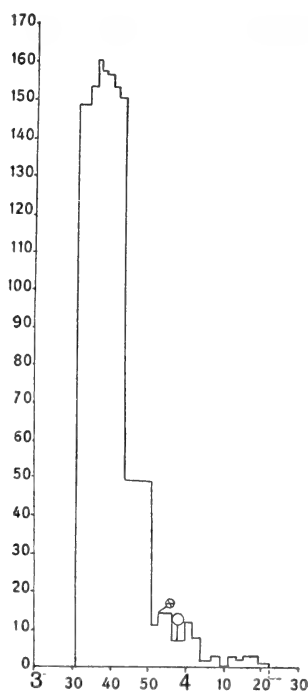
Versuch 49 (Kurve 21).

Die Tiere kommen aus dem Aquarium direkt in den mit der $\frac{n}{40}$ HgCl_2 -Lösung gefüllten Apparat. Die Kurve zeigt ein auffallend gleichförmiges Maximum, dem eine sehr geringe Erhebung voraangeht. Nach der energetischen Maximalleistung werden die Bewegungen sofort äußerst klein und hören bald ganz auf. In einer knappen Stunde ist der Versuch beendet. Verschiedentlich blitzen während



Kurve 21.

Energiekurve einer Larve in $\frac{n}{40}$ HgCl_2 nach Vorbereitung in Aquariumswasser.



Kurve 22.

Energiekurve einer Larve in $\frac{n}{40}$ HgCl_2 nach Vorbereitung in Aquariumswasser.

des Versuches Gasblasen an den Stigmen des Atemtubus auf, aber ohne abgegeben zu werden.

Versuch 50 (Kurve 22).

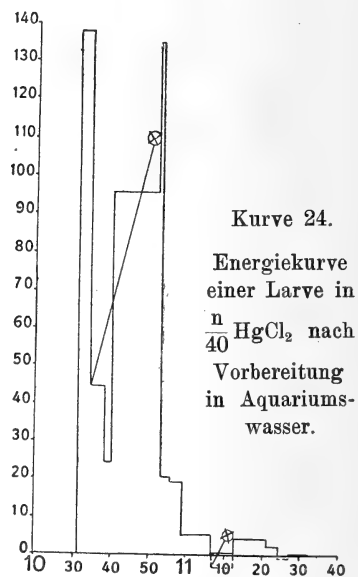
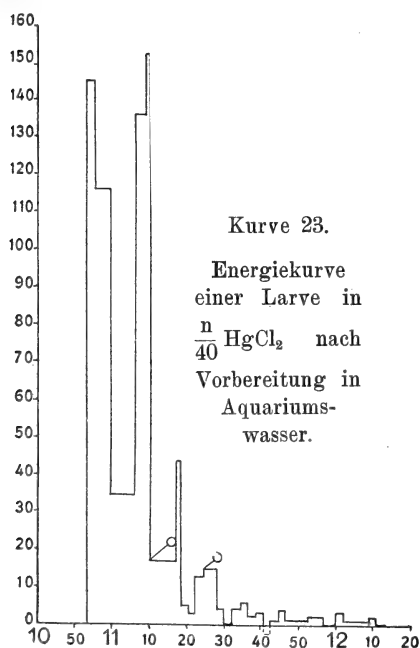
Vorbereitung und Versuchsmedium wie in Versuch 49.

Es zeigt sich eine sehr starke Energieentwicklung; nach 12 Minuten nimmt dieselbe plötzlich bedeutend ab. Die weitere Abnahme geht dann langsam vor sich bis schließlich die Lebenskraft des Tieres erschöpft ist. Erst gegen Versuchsschluß erscheint am Atemrohr eine Gasblase, die nach 2 Minuten abgeschleudert wird. Auch blitzen häufiger Gasblasen auf, ohne daß dieselben abgegeben werden.

Versuch 51 (Kurve 23).

Vorbereitung und Versuchsmedium wie in Versuch 49.

Auf eine anfänglich starke Energieproduktion folgt bald ein plötzliches Nachlassen derselben, aber nach weiteren 7 Minuten



tritt wieder eine sehr lebhafte aktive Bewegung des Tieres ein, die allerdings nur $3\frac{1}{2}$ Minuten anhält. Es folgen dann noch eine größere und verschiedene kleinere Erhebungen der Kurve über die x-Achse, ehe der Versuch als beendet angesehen werden kann.

Auch hier blitzen wieder verschiedene Gasblasen auf, aber eine Abgabe derselben in das Medium findet nicht statt.

Versuch 52 (Kurve 24).

Vorbereitung und Versuchsmedium wie in Versuch 49.

Dem ersten energetischen Maximum folgt nach 18 Minuten ein nur 1 Minute anhaltendes Maximum. Danach geht die Energieproduktion bedeutend zurück; nach knapp 1 Stunde ist der Versuch beendet. Zweimal erscheint im Laufe des Versuches eine Gasblase, die auch jedesmal in das Medium abgegeben wird.

Versuch 53 (Kurve 25).

Vorbereitung und Versuchsmedium wie in Versuch 49.

Ganz ähnlich wie im Versuch 52 folgt dem 1. Maximum ein kurz anhaltendes 2. Erst dann bleibt die Energieproduktion dauernd gering. Irgendeine anormale Funktion des Tracheensystems konnte nicht beobachtet werden.

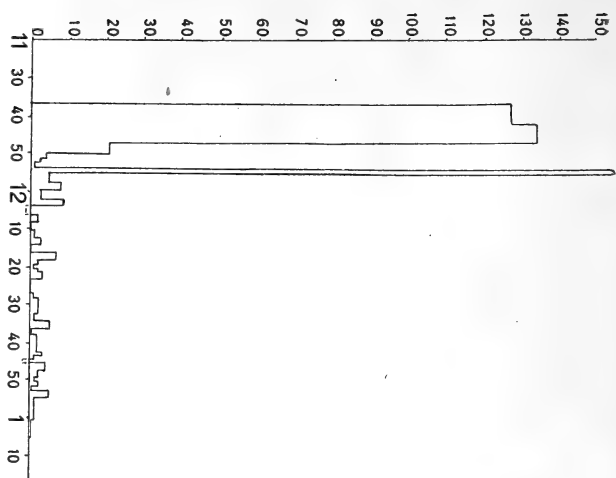
Versuche 54 und 55.

In diesen beiden Versuchen wurde während der Submersion eine Überführung von Leitungswasser in $\frac{n}{40}$ HgCl_2 vorgenommen. Die Larven lebten bis zum Versuchsbeginn im Aquarium. Während der ersten halben Stunde wurden die Tiere in beiden Versuchen in Leitungswasser submergiert. In Versuch 54 gab die Larve schon nach 2 Minuten (also im Leitungswasser!) eine Gasblase ab, von da ab bis zum Versuchsschluß (also auch im HgCl_2) konnte keine entsprechende Beobachtung mehr gemacht werden. Im Versuch 55 fand weder im Leitungswasser noch in der Sublimatlösung eine Gasblasenabgabe statt; auch ein „Aufblitzen“ konnte nicht beobachtet werden.

Versuch 56 (Kurve 26).

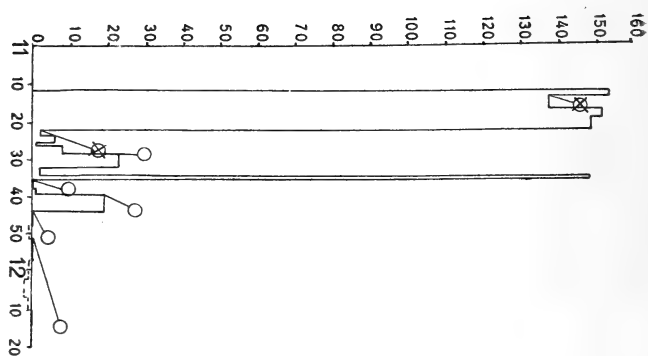
Vorbereitung: Aquariumswasser; Versuchsmedium: $\frac{n}{20}$ HgCl_2 .

Wie wir das schon häufiger beobachtet haben, liegt auch in diesem Versuche ein zweimaliges Ansteigen der Kurve zu einem Maximum vor, allerdings ist das 2. Maximum von wesentlich kürzerer Dauer als das 1. Schon nach $1\frac{1}{2}$ Minuten Versuchsdauer zeigt sich



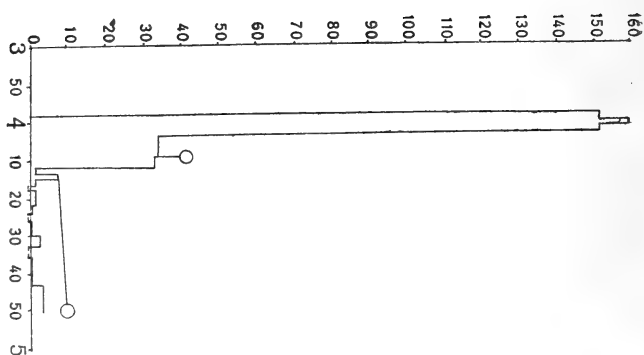
Kurve 25.

Energiekurve einer Larve in $\frac{1}{40}$ HgCl_2 nach
Vorbereitung in Aquariumswasser.



Kurve 26.

Energiekurve einer Larve in $\frac{1}{20}$ HgCl_2 nach Vorbereitung
in Aquariumswasser.



Kurve 27.

Energiekurve einer Larve in $\frac{1}{20}$ HgCl_2 nach Vorbereitung
in Aquariumswasser.

eine Gasblase am Atemsiphon, die nach 3 Minuten abgegeben wird. Nachdem die 1. energetische Maximalleistung der Larve vorüber ist, erscheint eine zweite Gasblase, die nach 5 Minuten ebenfalls in das Medium abgeschleudert wird. Im weiteren Verlaufe des Versuches kann dann häufiger ein sogenanntes „Aufblitzen“ von Gasblasen beobachtet werden, wie aus dem Kurvenbild zu ersehen ist. Erst gegen Versuchsschluß erscheint am Stigma eine Gasblase, die nicht wieder in das Innere hineingezogen wird, sondern sich vergrößert und bis zur völligen Lethargie des Tieres sitzen bleibt.

Versuch 57 (Kurve 27).

Vorbereitung und Versuchsmedium wie in Versuch 56. Das Kurvenbild bietet nichts Auffälliges. Nach einer anfänglich großen energetischen Leistung sinkt die Energieproduktion ziemlich unvermittelt und hört bald ganz auf. Nachdem die Maximalleistung des Tieres vorüber ist, zeigt sich zum ersten Male eine Gasblase, die aber sofort wieder in das Tracheensystem hineingesogen wird. Um 4 h 14 min erscheint eine kleine Gasblase am Stigma, die größer und größer, aber nicht abgeschleudert wird.

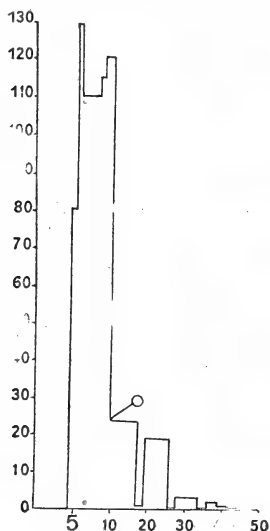
Versuch 58 (Kurve 28).

Vorbereitung und Versuchsmedium wie in Versuch 56. Auch in diesem Versuche sehen wir eine starke Energieproduktion, die plötzlich nachläßt, immer geringer und schließlich gleich Null wird. Erst in den Zeiten schwacher Kraftäußerung treten häufiger Gasblasen auf, die aber immer wieder ins Innere des Tracheensystems aufgenommen werden.

Versuch 59 (Kurve 29).

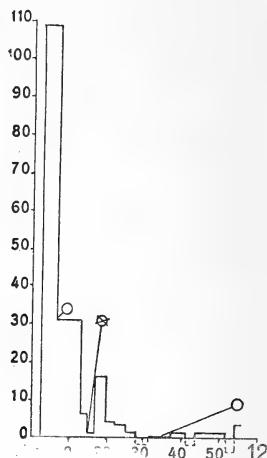
Vorbereitung und Versuchsmedium wie in Versuch 56. Das Kurvenbild ist sehr regelmäßig gebaut. Während der ersten 5 Minuten schwimmt die Larve lebhaft aktiv nach oben, dann läßt die Energieproduktion bedeutend nach, und hört nach knapp einer Stunde Versuchsdauer ganz auf. Sobald die Schwimmbewegungen seltener und unwirksamer werden, treten häufiger Gasblasen auf, die anfangs wieder eingesogen werden. Um 11 h 15 min erscheint dann eine Gasblase, die nach 5 Minuten abgegeben wird, um 11 h 35 min erscheint eine zweite, die bis Versuchsschluß sitzen bleibt.

$\frac{n}{40}$ - und $\frac{n}{20}$ -Lösungen von Sublimat wirken also in den weitaus meisten Fällen so auf die aus dem Aquarium entnommenen Larven ein, daß eine Abgabe von Gasblasen, oder daß wenigstens ein vorübergehendes Hervortreten von Gasblasen zu beobachten ist.



Kurve 28.

Energiekurve einer Larve in $\frac{n}{20}$ HgCl₂ nach Vorbereitung in Aquariumswasser.



Kurve 29.

Energiekurve einer Larve in $\frac{n}{20}$ HgCl₂ nach Vorbereitung in Aquariumswasser.

Um auf Grund der in Tabelle 10 angeführten Werte ein Urteil über die Wirkungsweise der einzelnen Salze abgeben zu können, wird es notwendig, die für einen „Normalversuch“ geltenden Werte zum Vergleich heranzuziehen. Unter „Normalversuch“ wollen wir dabei das Verhalten eines aus dem Aquarium entnommenen und dann direkt in Leitungswasser submergierten Tieres verstehen. Da nun Lebensdauer und Energieproduktion der Larve bei der Submersion in Leitungswasser vom Gasgehalt desselben abhängig sind, so muß man aus einer ganzen Reihe von Versuchen mit wechselndem Gasgehalt einen Mittelwert berechnen. Das ist in Tabelle 11 auf Grund entsprechender aus der Arbeit von A. KocH entnommenen Werte geschehen.

i) Tabellarische Zusammenstellung aller Versuche.

Tabelle 10.

G. Bl. = Gasblasen.

Versuchsnummer	Vorbereitungsmedium	Versuchsmedium	Mittlere passive Geschwindigkeit	Mittlere tatsächliche Geschwindigkeit	Mittlere Geschwindigkeitsänderung	Versuchsdauer in Minuten	Produkt aus mittlerer Geschwindigkeitsänderung und Versuchsdauer	Bemerkungen
26	46 Stunden in $\frac{n}{64}$ Na ₂ SO ₄	Leitungswasser	cm/sec —0,46	cm/sec —0,33	cm/sec 0,13	167	21,71	
27	29 Stunden in $\frac{n}{32}$ Na ₂ SO ₄	„	—0,51	—0,28	0,23	109	25,07	
28	84 Stunden in $\frac{n}{16}$ Na ₂ SO ₄	„	—0,37	—0,19	0,18	62	11,16	
29	23 Stunden in $\frac{n}{8}$ Na ₂ SO ₄	„	—0,36	—0,21	0,15	80	12,00	
30	4 Stunden in $\frac{n}{4}$ Na ₂ SO ₄	„	—0,62	—0,43	0,19	120	22,80	
32	15 Stunden in $\frac{n}{64}$ KCl	Leitungswasser	—0,48	—0,30	0,18	179	32,22	
33	102 Stunden in $\frac{n}{32}$ KCl	„	—0,58	—0,10	0,48	81	38,88	
34	96 Stunden in $\frac{n}{32}$ KCl	„	—0,51	—0,09	0,42	51	21,42	
35	7 Stunden in $\frac{n}{16}$ KCl	„	—0,55	—0,20	0,35	153	53,55	
36	30 Stunden in $\frac{n}{8}$ KCl	„	—0,72	—0,41	0,31	86	26,66	
37	3½ Stunden in $\frac{n}{4}$ KCl	„	—0,58	—0,51	0,07	26	1,82	

Versuchsnummer	Vorbereitungs- medium	Versuchs- medium	Mittlere passive Ge- schwindigkeit	Mittlere tatsächliche Geschwindigkeit	Mittlere Geschwindigkeits- änderung	Versuchsdauer in Minuten	Produkt aus mittlerer Geschwindigkeitsänderung und Versuchsdauer	Bemerkungen
38	Aquariums- wasser	$\frac{n}{8}$ KCl	cm/sec —0,36	cm/sec —9,14	cm/sec 0,22	147	32,34	
39	"	$\frac{n}{4}$ KCl	—0,31	—0,48	0,17	94	15,98	
40	"	$\frac{n}{4}$ KCl	—0,17	—0,54	0,37	125	46,25	Aufblitzen von G. Bl.
41	"	$\frac{n}{4}$ KCl	—0,48	—0,21	0,27	85	22,95	Hervordringen von G. Bl.
42	7 Stunden in $\frac{n}{8}$ KCl	$\frac{n}{8}$ KCl	—,048	—0,09	0,39	192	74,88	
43	3 Stunden in $\frac{n}{4}$ KCl	$\frac{n}{4}$ KCl	+1,14	+1,03	0,11	66	7,26	Abgabe von G. Bl.
44	Aquariums- wasser	$\frac{n}{2}$ NaCl	—0,33	—0,02	0,31	85	26,35	
45	"	$\frac{n}{1}$ NaCl	—0,24	—0,09	0,15	113	16,95	Abgabe u. Auf- blitzen von G. Bl.
46	75 Minuten in $\frac{n}{2}$ NaCl	$\frac{n}{2}$ NaCl	+0,85	+0,86	0,01	122	1,22	Abgabe von G. Bl.
47	75 Minuten in $\frac{n}{1}$ NaCl	$\frac{n}{1}$ NaCl	—0,22	—0,15	0,07	86,5	6,06	Abgabe und Auf- blitzen von G. Bl.
48	Aquariums- wasser	$\frac{n}{2}$ Na ₂ SO ₄	—0,67	—0,20	0,47	111	52,71	
49	Aquariums- wasser	$\frac{n}{40}$ HgCl ₂	—0,95	—0,23	0,72	56	49,32	Aufblitzen von G. Bl.
50	"	$\frac{n}{40}$ HgCl ₂	—0,62	—0,09	0,53	56	29,68	Abgabe und Auf- blitzen von G. Bl.
51	"	$\frac{n}{40}$ HgCl ₂	—0,78	—0,23	0,55	79	43,45	Aufblitzen von G. Bl.
52	"	$\frac{n}{40}$ HgCl ₂	—0,03	+0,16	0,19	60	11,40	Abgabe von G. Bl.
53	"	$\frac{n}{40}$ HgCl ₂	—0,86	—0,30	0,56	94	52,64	

Versuchsnummer	Vorbereitungsmedium	Versuchsmedium	Mittlere passive Geschwindigkeit	Mittlere tatsächliche Geschwindigkeit	Mittlere Geschwindigkeitsänderung	Versuchsdauer in Minuten	Produkt aus mittlerer Geschwindigkeitsänderung und Versuchsdauer	Bemerkungen
54	Aquariumswasser	zuerst $\frac{1}{2}$ Stunde Leitungswasser dann $\frac{n}{40}$ HgCl ₂	cm/sec —1,19	cm/sec —0,18	cm/sec 1,01	76	76,76	Abgabe einer G. Bl. im Leitungswasser
55	„	zuerst $\frac{1}{2}$ Stunde Leitungswasser dann $\frac{n}{40}$ HgCl ₂	—0,86	—0,25	0,61	79	48,19	
56	Aquariumswasser	$\frac{n}{20}$ HgCl ₂	—0,48	—0,12	0,36	62	22,32	Abgabe und Aufblitzen von G. Bl.
57	„	$\frac{n}{20}$ HgCl ₂	—0,58	—0,22	0,36	52	18,72	Hervordringen von G. Bl.
58	„	$\frac{n}{20}$ HgCl ₂	—0,41	—0,09	0,32	46	14,72	Aufblitzen von G. Bl.
59	„	$\frac{n}{20}$ HgCl ₂	—0,58	—0,29	0,29	54	15,66	Abgabe und Aufblitzen von G. Bl.

Tabelle 11.

O ₂ -Gehalt	CO ₂ -Gehalt	Geschwindigkeitsänderung	Versuchsdauer in Minuten	Produkt aus Geschwindigkeitsänderung und Versuchszeit
		cm/sec		
wenig	viel	0,26	27,4	
viel	viel	0,16	30,0	
viel	wenig	0,29	495,5	
wenig	wenig	0,57	88,0	
mittel	mittel	0,46	106,5	
		0,35	150	52,5

Die in jeder Zeile stehenden Werte sind als Mittel aus einer Reihe entsprechender Versuche berechnet.

Aus den Versuchen 26—37 ersieht man zunächst, daß die erhaltenen Werte für die mittlere Geschwindigkeitsänderung, die Versuchsdauer und folglich auch für die Produkte aus diesen Größen im allgemeinen hinter den Normalzahlen zurückbleiben. Nur in einem einzigen Falle (Versuch 35) wird der normale Wert für das Produkt aus mittlerer Geschwindigkeitsänderung und Versuchsdauer wenig überschritten. In allen anderen Versuchen, in denen entweder die Zahlen für die mittlere Geschwindigkeitsänderung oder für die Versuchsdauer größer als die entsprechenden Normalwerte sind, bleibt das Produkt als Maß der Gesamtenergieproduktion doch weit unter 52,5. Die in dieser Versuchsgruppe in Leitungswasser submergierten Tiere müssen also durch den vorausgegangenen Aufenthalt in Salzwasser im Hinblick auf ihr energetisches Leistungsvermögen in den meisten Fällen sehr geschwächt worden sein.

Vergleicht man die Versuche 26—30 mit 32—37, so könnte man den schädigenden Einfluß von Na_2SO_4 auf die Larven für weit größer halten, als den von KCl . Doch da bei allen Versuchen die Vorbereitungszeiten willkürlich und deshalb ganz verschieden lang gewählt worden sind, ist ein Vergleich dieser beiden Versuchsgruppen nach dem vorliegenden Material nicht möglich, und bei der Durchführung der Versuche hat ein solches Ziel natürlich auch gar nicht vorgelegen.

Wie sehr die Resultate von dem physiologischen Zustande des Tieres abhängen, geht mit am deutlichsten aus den Versuchen 38 bis 41 hervor, bei denen die erhaltenen Werte nicht proportional der Stärke der als Submersionsmedium verwandten Salzlösungen sind. Auch in diesen Fällen werden die Normalzahlen nicht erreicht; ein Beweis, daß die Salze auch bei der Submersion die Lebensenergie herabsetzen.

Die für Salzversuche verhältnismäßig hohen Werte, die in Versuch 42 erreicht worden sind, lassen sich vielleicht dadurch erklären, daß bei dem vorbereitenden Aufenthalt der Larve in $\frac{n}{8}$ KCl eine Anpassung an dieses Medium stattgefunden hat. In Versuch 43 war eine solche Anpassung nicht möglich, da die $\frac{n}{4}$ -Lösung im Gegensatz zur $\frac{n}{8}$ -Lösung als „tödlich“ wirkend gelten muß, deshalb sind die im Versuch 43 erhaltenen Werte viel kleiner, als die der Versuche 38—41.

In den Versuchen 44—47 handelt es sich um sehr stark schädigend wirkende Medien. Folglich sind die erhaltenen Werte entsprechend klein, besonders in den Versuchen 46 und 47, bei denen auch noch eine Vorbereitung in den entsprechenden starken Konzentrationen stattgefunden hat. Die Werte für die Produkte sind in den Versuchen 44—47 für die $\frac{n}{1}$ -Lösung kleiner als für die $\frac{n}{2}$ -Lösung.

Versuch 48 liefert annähernd normale Werte in bezug auf die Gesamtenergieproduktion.

Aus den noch übrigbleibenden Versuchen mit Sublimatlösung zeigt sich zunächst, daß die $\frac{n}{40}$ -Lösung etwa halb so schädlich auf die Energieproduktion der Larven einwirkt, als die $\frac{n}{20}$ -Lösung; denn der Mittelwert für die Produkte aus mittlerer Geschwindigkeitsänderung und Versuchsdauer der Versuche 49—53 verhält sich zu dem der Versuche 56—59 wie 35,50:17,49, also annähernd wie 2:1. Die Geschwindigkeitsänderung ist bei den meisten Sublimatversuchen größer als normal, die Versuchsdauer bei allen dagegen bedeutend kleiner. Vielleicht erklärt sich die Tatsache dadurch, daß Sublimat auf die Larven als starkes Reizmittel wirkt, das die Tiere zu übermäßig schneller Verausgabung ihres Energievorrates treibt.

IV. Versuche mit anormaler Funktion des Tracheensystems.

Wie aus dem im vorigen Kapitel angegebenen Gang der Versuche ersichtlich ist, ist es uns gelungen, Vorbereitungsweise der Larven und Submersionsmedium derart zu wählen, daß mit großer Wahrscheinlichkeit auf einen Austritt von Gasblasen aus dem Stigma der Atemröhre während der Submersion zu rechnen ist. Zunächst müssen wir daran erinnern, daß eine Gasblasenabgabe schlechthin in allen Fällen erfolgen kann; nur handelt es sich eben dann um Zufallserscheinungen, deren Analysierung ja gerade die Aufgabe vorliegender Arbeit gewesen ist. Deshalb kann es uns mehr oder weniger gleichgültig sein, wenn, gewissermaßen unprogrammäßig, eine Gasblasenabgabe in einem Versuch erfolgt, bei dem die später zu erörternden Bedingungen für die anormale Tracheenfunktion nicht vorliegen. So liegen die Verhältnisse in Versuch 54, bei denen ein vorher im

Aquarium gehaltenes Tier bei der Submersion in Leitungswasser eine kleine Gasblase abgibt. Zunächst beweisen die Versuche der Gruppen a und b, daß eine Vorbereitung in Salzwasser mit darauffolgender Submersion in Leitungswasser keine geeigneten Bedingungen für die Gasblasenabgabe darstellen. Wenigstens für die zur Vorbereitung benutzten Salze Natriumsulfat und Kaliumchlorid ist das einwandfrei erwiesen.

Selbst ein vorbereitender Aufenthalt der Larve in $\frac{n}{4}$ KCl (Versuch 37), der auf den Gesamtorganismus in höchstem Grade schädigend wirkt, hat bei nachfolgender Submersion in Leitungswasser keine anormale Funktion des Tracheensystems zur Folge.

Ebenso ergebnislos verlaufen die Versuche, in denen die Larven aus dem Aquarium sofort in den mit einer schwachen Salzlösung gefüllten Submersionsapparat überführt werden.

Erst bei Benutzung von starken Salzlösungen ($\frac{n}{4}$ KCl, $\frac{n}{1}$ NaCl, $\frac{n}{40}$ und $\frac{n}{20}$ HgCl₂) kommt es zum Aufblitzen resp. zur Abgabe von Gasblasen. Es sind das alles Salzkonzentrationen, die, als Züchtungsmedien angewandt, „tödlich“ (in dem im 1. Teil definierten Sinne) wirken.

Der Erfolg bleibt derselbe, wenn derartige Salzlösungen als Vorbereitungs- und Versuchsmedien angewandt werden (Versuche 43, 46, 47). Wirkt aber die als Vorbereitungs- und Versuchsmedium angewandte Lösung nicht „tödlich“, so treten keine Gasblasen auf (Versuch 42).

Wir können also aus allen diesen Versuchen schließen, daß nur dann eine anormale Funktion des Tracheensystems erzielt werden kann, wenn ein Salz in „tödlich“ wirkender Konzentration während der Submersion verwandt wird. Ob in diesem Falle das Tier vor der Submersion in derselben Lösung oder im Aquarium gelebt hat, ist gleichgültig.

Zur Stütze dieses Ergebnisses seien anhangsweise Versuche erwähnt, bei denen die Larven ohne weitere Vorbereitung in einer tödlich wirkenden Lösung von verdünnter Schwefelsäure submergiert wurden. In diesen Fällen konnte sowohl ein Aufblitzen als auch eine Abgabe von Gasblasen beobachtet werden. Auch hier handelt es sich also darum, daß „tödlich“ wirkende Substanzen, während der Submersion ange-

wandt, eine anormale Funktion des Tracheensystems bewirken. Um zu zeigen, daß eine starke Schädigung der Larve vor dem Submersionsversuch keine Gasblasenabgabe bei der Submersion zur Folge hat, wurden Larven 30 Minuten bzw. 45 Minuten lang dem Lichte einer Quecksilberdampflampe ausgesetzt und dann in Leitungswasser submergiert. In keinem Falle traten Gasblasen in die Erscheinung.

V. Lageänderungen der Larven während der Submersion.

A. KOCH hat in seiner zitierten Arbeit auf die Tatsache hingewiesen, daß in normal verlaufenden Submersionsversuchen, bei denen ja eine allmähliche Entleerung des Tracheensystems stattfindet, die *Culex*-Larven aus der anfänglich eingenommenen Vertikallage (V) (die ungefähr der typischen Stellung des Tieres in der Ruhelage am Wasserspiegel entspricht) über eine „Mittelstellung“ in die Horizontallage (H) übergehen. Für uns sind die entsprechenden Beobachtungen über die Lageänderungen der Tiere bei der Submersion deshalb von größter Bedeutung, weil sie als sichtbarer Ausdruck des jeweiligen Füllungszustandes der Tracheen mit Gas zu gelten haben. Die *Culex*-Larven sind ja Tiere mit passiver Gleichgewichtslage, „bei denen die Verteilung von Luft und Körpermasse allein ausschlaggebend für die jeweilige Lage des Körpers ist“ (Koch). Die typische „*Culex*-Stellung“ (Vertikallage) ist nur möglich, wenn der Atemsiphon als „Schwimmglocke“ (Pneumatophor) fungiert, wenn also das Tracheensystem vollständig mit Gas gefüllt ist. Die „*Anopheles*-Stellung“ (Horizontallage) zeigt an, daß bereits eine weitgehende Entleerung der Haupttracheenstämme, speziell des im Atemsiphon gelegenen Teiles, stattgefunden hat. Natürlich handelt es sich bei der „*Culex*- und *Anopheles*-Stellung“ um die beiden Grenzfälle, die bei den Lageänderungen in Betracht kommen können. Sehr oft haben wir es auch mit einem labilen Gleichgewicht, mit einem dauernden Wechsel zwischen Vertikallage, Mittelstellung und Horizontallage zu tun. Diese Erscheinung tritt dann ein, wenn ein mittlerer Füllungsgrad des Tracheensystems vorliegt, bei dem — entsprechend der Körperbewegung — eine Verschiebung des Gasinhaltes innerhalb der Haupttracheenstämme und vor allem eine Ab- oder Zunahme der in den Längsstämmen vorhandenen Gasmenge sehr leicht stattfinden kann.

Zusammenstellung der Lageänderungen.

No. 26. Von Beginn des Versuches 27' lang V, dann bis zum Versuchsschluß H.

No. 27. Von Beginn an V und zwar für 57', dann H bis Versuchsschluß, 3 mal von V unterbrochen und zwar nach 7', nach 23' und nach 36'.

No. 28. Sinkt anfangs 22' V, dann bis Versuchsschluß H.

No. 29. Zuerst für $3\frac{1}{2}'$ V geht dann langsam in H über und bleibt H bis zum Schluß.

No. 30. Sinkt 1' V, dann H bis zum Schluß mit 3 kurzen Unterbrechungen V, und zwar nach 23', nach $33\frac{1}{2}'$ und nach $43\frac{1}{2}'$.

No. 32. Anfangs 7' V, dann bis zum Schluß H.

No. 33. Sinkt gleich H, nur nach 1' vorübergehend V.

No. 34. Sinkt von Beginn an für 37' V, unterbrochen nach 33' von H, dann für 5' H, für $1\frac{1}{2}'$ V und dann bis zum Schluß H.

No. 35. Sinkt die ersten 13' V, dann H bis zum Schluß, von V, nach $49\frac{1}{2}'$, 1 mal kurz unterbrochen.

No. 36. Sinkt von Versuchsbeginn an $18\frac{1}{2}'$ V, dann 58' H, $3\frac{1}{2}'$ V und bis zum Schluß H.

No. 37. V während des ganzen Versuches.

No. 38. V während des ganzen Versuches, doch einigemal für kurze Zeit H, und zwar nach $43\frac{1}{2}'$ für 14', nach 61' für 1', nach $80\frac{1}{2}'$ für 2—3' nach 106' für 3' und nach 141' für ungefähr 3'.

No. 39. Während des ganzen Versuches V.

No. 40. Während des ganzen Versuches V.

21' nach Versuchsbeginn zeigen sich kleine Luftblasen am Thorax und an den Borsten des letzten Abdominalsegmentes, die nach 50' abgeschleudert werden.

No. 41. Die ersten 4—5' Mittelstellung dann V. Die letzten 32' nimmt die Larve eine gekrümmte Lage ein.

Kleine Luftblasen erscheinen am Kopf in der Mitte des Versuches.

No. 42. Die ersten 22' H, dann V bis zum Schluß.

No. 43. V während des ganzen Versuches.

33' nach Versuchsbeginn sitzt für 10' eine dicke Luftblase an den Haaren des Kopfes. 12' vor Versuchsschluß sitzt eine kleine Luftblase an den Borsten des Abdomens.

No. 44. Zuerst 14' V, dann 9' H, 3' V, dann bis zum Schluß H.

No. 45. Zuerst 25' fast H, dann für 19' V, geht langsam in H über und bleibt so bis zum Schluß.

Im Anfang des Versuchs zeigen sich kleine Luftblasen an den Borsten des Abdominalsegmentes und am Kopf.

No. 46. Die ersten 75' ist die Lage V, dann für 8' H, wird dann wieder V, nur für die letzten 8' H. 8' nach Versuchsbeginn erscheint eine kleine Luftblase am Kopf, die langsam sehr groß und nach $1\frac{1}{2}$ Stunden abgeschleudert wird. An den Borsten von Kopf und Abdomen bleiben verschiedene kleine Luftblasen bis zum Schluß.

No. 47. Während des ganzen Versuches V, nur nach 15' für 1—2' H.

Während des Versuches konnten kleine Luftblasen am Kopf beobachtet werden.

No. 48. V während des ganzen Versuches, nur nach 19' nahezu H, jedoch sofort wieder V.

No. 49. V während des ganzen Versuches.

No. 50. Anfangs V, die letzten $10\frac{1}{2}$ ' H.

Fast während des ganzen Versuches sitzen kleine Luftblasen an den Kopfsegmenten.

No. 51. Die ersten 31' V, dann fast H, gegen Versuchsende aber ganz H.

No. 52. V während des ganzen Versuches.

No. 53. Zuerst $9\frac{1}{2}$ ', dann 1' V, für ebensolange H, dann für 2' V, für 2' H, für 14' V, für 8' H, für 4' V, für 1' H, für 2' V, für 5' H, für 1' V, für 3' H, für $1\frac{1}{2}$ ' V, für $5\frac{1}{2}$ ' H, für 5' V, für 6' H, für $1\frac{1}{2}$ ' V, für $2\frac{1}{2}$ ' H, für die letzten 9' V.

No. 54. Die ersten 12' Mittelstellung, dann für $1\frac{1}{2}$ V, für die folgenden $1\frac{1}{2}$ ' Mittelstellung, dann V für $15\frac{1}{2}$ ', geht langsam in H über, aber nach $9\frac{1}{2}$ ' wieder V bis zum Schluß, nur nach 19' kurz unterbrochen von Mittelstellung.

No. 55. 24' V, geht dann in H über und bleibt so bis zum Schluß.

No. 56. Während des ganzen Versuches V, nur nach 10' für 3' H.

Nach 16' konnte für 4' eine kleine Luftblase an den Borsten des letzten Abdominalsegmentes beobachtet werden, ebenso gegen Versuchsschluß für kurze Zeit am Kopf.

No. 57. Während des ganzen Versuches V.

Im letzten Teil des Versuches zeigt sich einmal eine kleine Luftblase am Kopf.

No. 58. Andauernd V, nur nach 28' für 1' H und nach 31' für 3' fast H.

N. 59. Zuerst für 5—6' V, dann für 6—7' H, dann V für 5', dann gekrümmt bis zum Schluß (Lage aber fast V).

Anfangs Luftblase am Kopf, die sofort wieder abgegeben wird.

Betrachten wir nun die vorstehende Zusammenstellung der beobachteten Lageänderungen der *Culex*-Larven während der Submersionsversuche, so können wir im Hinblick auf den uns speziell interessierenden Füllungsgrad des Tracheensystems mit Gas folgende Fälle unterscheiden. (Es ist selbstverständlich nicht möglich, eine durchaus scharfe Grenze zwischen den einzelnen Versuchsgruppen zu ziehen; denn — wie bei allen derartigen Versuchen — muß auch hier der jeweilige physiologische Zustand des Tieres als wesentlicher Faktor in Rechnung gestellt werden, so daß eine Einordnung der Versuche in ein solches Schema nicht immer leicht ist.)

a) Es handelt sich um normal verlaufende Versuche in dem anfangs erwähnten Sinne. Aus der anfänglichen Vertikallage geht die Larve nach kürzerer oder längerer Submersionsdauer in die Horizontallage über, eventuell finden — speziell während der Übergangszeit — labile Schwankungen statt. Es sind dies die Versuche, bei denen natürlich von einem Aufblitzen oder einer Abgabe von Gasblasen niemals die Rede sein kann. Als solche kommen in Betracht die Versuche 26—30 und 32—36, bei denen die Larven nach Vorbereitung in Salzwasser submergiert werden; ferner der Versuch 44, bei dem die während der Submersion benutzte Lösung ($\frac{n}{2}$ NaCl)

nicht stark genug war, um eine anormale Funktion des Tracheensystems zu bewirken, und schließlich Versuch 55 in dem es sich um eine gegen die Sublimateinwirkung ziemlich widerstandsfähige Larve gehandelt haben muß.

b) Als zweite Gruppe wollen wir die Versuche zusammenstellen, bei denen — abgesehen von labilen Schwankungen — das Tier während der ganzen Submersionsdauer passiv in Vertikallage schwamm, bei denen es aber noch nicht zum Aufblitzen bzw. zur Abgabe von Gasblasen kam. Es handelt sich um Larven, die in Salzlösungen submergiert wurden. Das Versuchsmedium wirkte schon insofern schädigend auf den Atemmechanismus ein, als keine Entleerung der Haupttracheenstämme, wie in den Normalversuchen

stattfand. Die in Betracht kommenden Konzentrationen ($\frac{n}{8}$ KCl in Versuch 38 und 42, $\frac{n}{2}$ Na₂SO₄ in Versuch 48) nehmen also gewissermaßen eine Mittelstellung ein zwischen den Lösungen, die ohne Einfluß auf die Tracheenfunktion bleiben, und denen, die eine anormale Tracheenfunktion bewirken. In Versuch 37 wurde das Tier nach Vorbehandlung in $\frac{n}{4}$ KCl in Leitungswasser submergiert. Trotzdem blieb die Vertikallage während des ganzen Versuchs bestehen. Da das Tier aber schon bei Submersionsbeginn der Lethargie äußerst nahe war, kann dem Versuch kaum größere Bedeutung beigemessen werden. In Versuch 54 liegt schließlich ein Fall vor, bei dem eine Gasblasenabgabe zu einer Zeit beobachtet werden konnte, zu der sich das Tier noch gar nicht in einem schädigend wirkenden Submersionsmedium, sondern in Leitungswasser befand. Diese Erscheinung ist so zu bewerten, wie das im Anfang von Kapitel IV dieses Teiles ausgeführt worden ist.

c) An dritter Stelle seien die Versuche mit typisch anormaler Funktion des Tracheensystems genannt: bei diesen handelt es sich — ebenso wie in Gruppe b — durchweg um Vertikallage, die höchstens von labilen Schwankungen unterbrochen wird. Gasblasen blitzen auf oder werden abgegeben. Es handelt sich vor allem um die Versuche 39, 49, 52, 58, 59, in denen dieses Verhalten der Larven durch die in tödlicher Konzentration angewandten Salzlösungen hervorgerufen wird.

d) Es kann nun auch der Fall eintreten (Versuch 51), daß im Anfang der Submersion die Larve Vertikalstellung einnimmt und während dieser Zeit Gasblasen abgibt, aber nachher zur Horizontal-lage übergeht. Dann findet begreiflicherweise auch keine Gasblasenabgabe mehr statt. Es liegt also während der Submersionsdauer eine Rückkehr zur normalen Funktion des Tracheensystems vor.

e) Eine Sonderstellung nimmt Versuch 53 ein. Das Tier wechselt bei der Submersion dauernd zwischen Vertikal- und Horizontallage. Es handelt sich also um einen der Menge nach schwankenden Gasgehalt in den Haupttracheenstämmen, ein Beweis dafür, daß als Folge der starken Sublimatlösung ($\frac{n}{40}$) keine normale Entleerung erfolgen kann.

f) Schließlich müssen wir noch auf eine Erscheinung in diesem

Zusammenhang hinweisen, die bei Beurteilung des Füllungsgrades der Tracheen auf Grund der Stellung der Larve störend wirken kann. Es handelt sich um alle die bis jetzt noch nicht erwähnten Versuche, bei denen am Körper des Tieres (ganz unabhängig von den eventuell am Stigma der Atemröhre erscheinenden Gasblasen!) Luftblasen auftreten. In vielen Fällen handelt es sich um kleine, im Medium vorhandene Luftbläschen, die von den Borsten der Larve aufgefangen werden und dann so lange am Körper des Tieres sitzen bleiben, bis sie bei einer heftigen Schwimmbewegung wieder abgeschleudert werden. Es ist ohne weiteres verständlich, daß durch das Vorhandensein dieser Luftblasen die Gleichgewichtslage des Tieres stark beeinflußt werden kann, ja es kann auf diese Weise z. B. dazu kommen, daß das Tier mit dem Kopf nach oben passiv steigt. Aus diesen Gründen sehen wir von einer Besprechung dieser Versuche ab. Wir brauchen wohl nicht besonders hervorzuheben, daß solche dem Körper anhaftende Luftblasen niemals die Beobachtung der aus dem Innern des Tieres am Stigma der Atemröhre erscheinenden Gasblasen irgendwie störend beeinflussen konnten. Denn niemals war zu bemerken, daß eine im Medium vorhandene Luftblase von der Atemröhre aufgefangen wurde, trotzdem begreiflicherweise gerade darauf stets besonders geachtet wurde.

VI. Die Bedeutung der Gasblasenabgabe während der Submersion.

Wir haben in der Einleitung zu dieser Arbeit die hauptsächlich in Betracht kommenden Ansichten über den Gasaustausch bei den Tracheaten kurz auseinandergesetzt. Bei Besprechung dieser Theorien weist A. KOCH an Hand seiner Submersionsversuche mit *Culex*-Larven darauf hin, „daß alle drei Theorien vielleicht von zu einseitigem Standpunkt aus an die Lösung des Problems herantreten“; denn es war ihm unmöglich, „alle bei seinen Versuchen gemachten Beobachtungen nach einem der drei Schemata zu erklären“. Vor derselben Schwierigkeit stehen jetzt auch wir beim Rückblick auf die im Teil B unserer Arbeit angeführten Versuche; denn die Fälle, in denen wir ein Aufblitzen oder gar eine Abgabe von Gasblasen durch das Stigma der Atemröhre haben beobachten können, scheinen eine prinzipiell andere Erklärung des Gasaustausches zu verlangen, als die Versuche, bei denen ein allmähliches Zusammenfallen der

Haupttracheenstämme festgestellt werden konnte. Eine solche Lösung des Problems muß aber von vornherein als verfehlt angesehen werden, weil der Gasaustausch eventuell bei ein und demselben Tier während der Submersion erst auf die eine Weise (Gasblasenabgabe) und dann auf die andere (Zusammenfallen der Tracheen: bewiesen durch H-Lage) vor sich gehen kann und also keine schroffen Gegensätze, sondern direkte Übergänge zwischen diesen beiden Möglichkeiten bestehen müssen.

Nach den Untersuchungen von RATHKE (1861), BONNET¹⁾, NEWPORT (1836) u. A. wissen wir, daß die verschiedenen Körperbewegungen der Insekten von großer Bedeutung für die Ventilation des Tracheensystems sind, „indem dabei größere oder kleinere Tracheenbezirke komprimiert, dabei die Luft durch die Stigmen nach außen entleert und bei Rückkehr des elastischen Gleichgewichts der Tracheenwände und der übrigen Körpergewebe nach Aufhören Muskelkontraktion wieder eingesaugt wird“ (BABÁK, p. 380). So konnte BONNET ein Hervordringen von Luftblasen aus den Stigmen von Raupen beobachten, wenn die Tiere im Wasser submergiert wurden, und zwar waren die Luftblasen um so größer, je kräftigere Bewegungen die Raupen im Wasser ausführten.

Diese BONNET'schen Submersionsversuche haben natürlich nur den Zweck, die Vorgänge der Tracheeventilation, die sich normalerweise an der Luft abspielen, aber dort nur äußerst schwer nachweisbar sind, in einfacher Weise zur Anschauung zu bringen. Bei luftatmenden Wassertieren kann eine entsprechende Ventilation natürlich nur an der Wasseroberfläche stattfinden. Solange sich die Tiere normalerweise unter Wasser aufhalten, ist ihr Tracheensystem geschlossen. Ein Hervordringen einer Gasblase aus einem Stigma muß in diesem Falle eine allmähliche Entleerung des Tracheensystems zur Folge haben, weil neue Luft auf dem gleichen Wege unter Wasser nicht aufgenommen werden kann. Wir haben nun gesehen, daß bei der künstlich verlängerten Submersion der *Culex*-Larven in vielen Fällen Gasblasen abgegeben werden, wobei es aber nicht zu einer Entleerung des Tracheensystems kommt, wie nach obigen Überlegungen anzunehmen wäre. In allen diesen Fällen sind die Tracheen deutlich mit Luft gefüllt und auch nach Abgabe der Gasblasen ist eine merkliche Verringerung des Füllungsgrades nicht zu beobachten. (Allerdings scheint die Abgabe einer Gasblase

1) Zitiert nach BABÁK, l. c., p. 380.

manchmal eine Verschiebung des Tracheeninhalts nach sich zu ziehen, einer Erscheinung, die aber noch einer systematischen Durcharbeitung bedarf.) Unter diesen Umständen kann eine Gasblasenabgabe nur infolge eines im Innern des Tracheensystems herrschenden Überdruckes zustande kommen. Als Ursachen für diesen Überdruck kommen folgende beiden Möglichkeiten in Frage: entweder handelt es sich um eine Lumenverminderung der Tracheen durch teilweises Zusammenfallen ihrer Wände, oder aber um eine Zunahme der Gasmenge bei konstantem Tracheenvolumen. Wie aus dem oben Gesagten bereits hervorgeht, kommt die erste Möglichkeit nicht in Frage, wir müssen also den Grund für die Gasblasenabgabe in einer Vermehrung der in den Tracheen vorhandenen Gasmenge suchen. Als Bestandteile der Tracheenluft kommen in Frage: Sauerstoff, Kohlensäure und Stickstoff. Da es sich — nach dem heutigen Stande unseres Wissens — bei dem zuletzt genannten Gase um einen an den Atmungsvorgängen unbeteiligten Stoff handelt, so kommen für unsere Betrachtungen nur Sauerstoff und Kohlensäure in Betracht. Daß es sich nicht um eine Sauerstoffspeicherung bei der Vergrößerung der in den Tracheen vorhandenen Gasmenge handeln kann, ist in der Arbeit von A. KOCH ausgeführt: es könnte nämlich dann nicht, bei einem solchen Überfluß an Sauerstoff, Lethargie eintreten. Das die Tracheen immer mehr und mehr anfüllende und schließlich aus ihnen nach außen abgeschiedene Gas kann also nur Kohlensäure sein, die im Stoffwechselgetriebe des Tieres gebildet worden ist. (Allerdings fehlen zum endgültigen Beweis dieser Behauptung noch analytische Untersuchungen der abgegebenen Gasblasen und des Gasinhaltes der Tracheen eines Tieres am Ende des Submersionsversuches. An der Kleinheit des Objektes sind entsprechende Versuche bisher gescheitert; sie sollen demnächst mit geeigneterem Material und mit Hilfe der KROGH'schen (1911) Mikrogasanalyse durchgeführt werden.)

Wir werden dadurch auf das Problem der Erzeugung und Ausscheidung der Kohlensäure im Organismus hingewiesen und damit auf die „Wirkung der Elektrolyte auf die Kolloidkomplexe des Protoplasmas“ (BOTTAZZI 1911). Der normale Verlauf der im Protoplasma der lebenden Zellen sich abspielenden Stoffwechselvorgänge oder — mit anderen Worten — die Erhaltung eines physiologischen Gleichgewichtes im Organismus steht im engsten Zusammenhang mit der Bildung und Excretion der Kohlen-

säure. Wenn nun unter dem Einfluß bestimmter, von außen in die Körperzellen und Körperflüssigkeiten eingedrungener Ionen das physiologische Gleichgewicht im Organismus gestört wird, so können wir annehmen, daß dann auch eine anormale Erzeugung und Ausscheidung der Kohlensäure eintreten muß, d. h.: findet normalerweise Aufnahme und Abtransport der Kohlensäure wohl in der Hauptsache durch das Blut statt, so kann bei Anwesenheit körperfremder Ionen auch eine Speicherung der Kohlensäure im Tracheensystem und evtl. eine Ausscheidung durch das Stigma vor sich gehen. Auf Grund dieser Theorie wird uns der Einfluß der Salzlösungen auf die Funktion des Tracheensystems verständlich. Wie immer in solchen Fällen, in denen wir es mit Beziehungen zwischen Elektrolyten und protoplasmatischen Kolloidsubstanzen zu tun haben, handelt es sich natürlich um eine qualitativ-chemische Wirkung der Ionen. Deshalb ist es einleuchtend, daß nur bestimmte, „tödlich“ wirkende Salze mit Erfolg angewandt werden konnten.

Daß es sich bei der Kohlensäureabscheidung durch das Tracheensystem oder durch die Körperwand nur um zwei verschiedene Möglichkeiten eines und desselben Excretionsvorganges handelt, geht daraus hervor, daß bei dem nämlichen Tier während des gleichen Submersionsversuches zuerst ein Hervordringen von Gasblasen aus dem Stigma und dann ein normales Verhalten (Excretion der Kohlensäure durch die Körperwand) beobachtet werden konnte (Versuch 51). Wir versuchen, diese Erscheinung durch die Annahme zu erklären, daß während des Submersionsversuches eine Anpassung der Stoffwechselvorgänge an die veränderten Bedingungen, wie sie durch die Anwesenheit der körperfremden Ionen hervorgerufen werden, stattfindet.

Vorstehenden Theorien gestatten uns also, das Hervordringen von Gasblasen während der Submersion zu erklären unter der Voraussetzung, daß „tödlich“ wirkende Ionen in den Körper eingedrungen sind. Diese Erklärungsmöglichkeit versagt nun aber in allen den Fällen, bei denen es sich um eine Submersion in Leitungswasser handelt; denn auch dann ist ja — wenn auch sehr vereinzelt — eine Gasabgabe durch das Stigma beobachtet worden. (Versuche 23—25 von A. КОЧ, No. 54 der eigenen Versuche.) Und auch in

einer Reihe bisher unveröffentlichter Submersionsversuche mit Larven von *Mochlonyx* Lw. in Leitungswasser hat A. KOCH eine Abgabe sehr zahlreicher (35) Gasblasen feststellen können. Diese Versuche konnten bisher noch nicht zum Abschluß gebracht werden. Eine Erklärungsmöglichkeit für diese Erscheinungen ist vielleicht auf folgende Weise zu finden. Wir haben Grund zu der Annahme, daß es sich bei allen den Larven, die im Leitungswasser eine Gasblasenabgabe zeigten, um Tiere handelte, die unmittelbar vor einer Häutung standen. Nun wird aber der Häutungsprozeß bekanntlich „dadurch eingeleitet, daß die alte Chitincuticula sich von der Hypodermis abhebt, während die letztere eine neue Cuticularsubstanz auf ihrer Oberfläche abscheidet. Zugleich sondern besondere Häutungsdrüsen reichliche Mengen einer Flüssigkeit (Exuvialflüssigkeit) ab, die zwischen die alte gelöste und die neue sich bildende Haut tritt, um der letzteren die Möglichkeit einer freieren Entfaltung zu verschaffen“ (ESCHERICH, 1914). Eine so beschaffene Körperdecke muß aber für den Durchtritt von Kohlensäure viel ungeeigneter sein, als die normalerweise vorhandene einfache Chitincuticula. Es ist anzunehmen, daß bei den vor der Häutung stehenden Tieren zunächst ebenfalls eine Kohlensäureabscheidung durch die in Entstehung begriffene Chitincuticula in die Exuvialflüssigkeit hinein erfolgt, und daß diese letztere sich dabei allmählich mit Kohlensäure sättigt. Natürlich wird jetzt eine Diffusion der Kohlensäure durch die alte Larvenhaut hindurch in das Medium erfolgen können. Mit Hilfe dieses komplizierten Excretionsmechanismus kann aber wahrscheinlich nicht die Gesamtmenge der im Körper gebildeten Kohlensäure ausgeschieden werden, so daß ein Abtransport des zurückbleibenden Teiles der Kohlensäure durch das Tracheensystem erfolgen muß. Natürlich bedarf diese Theorie noch eingehender experimenteller Belege. Vielleicht kann aber auch folgende Beobachtung zur Stütze unseres Erklärungsversuches dienen.

Zahlreiche ausgewachsene Culicidenlarven, die in einem Aquarium gehalten wurden, gingen plötzlich ein; sie sanken zu Boden und jedes Tier zeigte nach dem Tode eine große Gasblase am Atemsiphon; eine Erscheinung, die im allgemeinen nicht beobachtet werden kann. Da die überlebenden, mit den toten Larven ursprünglich zu gleicher Zeit gefangenen Tiere bald darauf zur Verpuppung schritten, können wir annehmen, daß auch die eingegangenen Larven kurz vor der Puppenhäutung standen, und vielleicht ist aus diesem Grunde die

Kohlensäureabscheidung am Ende der Lebenszeit durch das Tracheensystem erfolgt.

Auf Grund der Ausführungen von A. KOCH sowie der eigenen Versuche können wir uns nun folgende Vorstellung von der Tracheenatmung der Larven von *Culex pipiens* machen:

Die Sauerstoffaufnahme findet sowohl durch das Stigma des Atemsiphos als auch durch die Körperoberfläche statt, und zwar in der Hauptsache und in evtl. allein ausreichendem Maße durch die Atemröhre (beim Luftatmen am Wasserspiegel). Daß aber auch eine Sauerstoffaufnahme durch die Körperoberfläche in Frage kommt, zeigen die Versuche von A. KOCH, bei denen in stark sauerstoffhaltigem Wasser eine sehr verlängerte Submersionszeit (und eine entsprechende Vergrößerung des Produktes aus mittlerer Geschwindigkeitsänderung und Submersionsdauer) beobachtet wurde (vgl. Tabelle 11). Ebenso wie die Sauerstoffaufnahme auf zwei Wegen vor sich gehen kann, bestehen auch für die Kohlensäureabscheidung zwei Möglichkeiten; nur liegen die Verhältnisse insofern umgekehrt, als der größte Teil oder gar die ganze Menge der produzierten Kohlensäure durch die Körperoberfläche ausgeschieden wird, wie sich das in normalen Submersionsversuchen zeigt. Es besteht aber auch die Möglichkeit einer Kohlensäureexcretion durch das Tracheensystem. Wie weit eine solche Ausscheidung bei der Luftatmung am Wasserspiegel in Frage kommt, muß dahingestellt bleiben. Eine wesentliche Rolle schreiben wir ihr aber nicht zu; höchstens handelt es sich um eine in mäßigen Grenzen bleibende Tracheenventilation für den Fall, daß die Larve, am Wasserspiegel hängend, Körperbewegungen ausführt. Große Bedeutung erlangt aber die Kohlensäureausscheidung durch das Tracheensystem dann, wenn körperfremde „tödlich“ wirkende Ionen in den Organismus eingedrungen sind, und wahrscheinlich auch dann, wenn die Larve unmittelbar vor einer Häutung steht. In diesen Fällen wird die Gesamtmenge oder wenigstens der weitaus größte Teil der Kohlensäure durch das Stigma nach außen befördert.

Dieses Resultat läßt sich mit keiner der eingangs erwähnten Theorien über die Tracheenatmung voll-

ständig in Einklang bringen! Die normalen Atmungsverhältnisse, die z. B. BABÁK (1912) allein bei den Culicidenlarven studiert hat, lassen sich nach der v. FRANKENBERG'schen Theorie im großen ganzen erklären, aber nicht der in dieser Arbeit besonders untersuchte „anormale Atemmechanismus“, bei dem eine Kohlensäurespeicherung und -excretion durch das Tracheensystem stattfindet. Eine Erklärungsmöglichkeit aller Atmungserscheinungen ist eben nur durch einen Kompromiß der drei Theorien möglich.

Ob nun, wie wir das als „normal“ bezeichnet haben, die notwendige Sauerstoffmenge hauptsächlich durch das Tracheensystem aufgenommen und die gebildete Kohlensäure vorwiegend durch die Körperoberfläche abgegeben wird, oder ob „anormalerweise“ der Vorgang ganz oder zum Teil in umgekehrter Richtung verläuft (Sauerstoffaufnahme durch die Körperwand bei der Submersion, Kohlensäureabgabe durch die Tracheen bei Anwesenheit tödlich wirkender Ionen und vor der Häutung), hängt vom physiologischen Zustand des Tieres und von den Milieubedingungen ab. Die „anormale“ Tracheenfunktion ist also kein Zeichen einer allgemeinen Degeneration der Larve, sondern nur der Ausdruck einer Anpassung an anormale Lebensbedingungen. Aus Tabelle 10 ersieht man, daß es nicht zu einer Gasblasenabgabe zu kommen braucht, wenn die Tiere allgemein stark geschädigt sind (Versuch 37), sondern nur dann, wenn während der Submersion solche Ionen auf das Tier einwirken, die speziell den Atmungsmechanismus störend beeinflussen. Innerhalb einer Versuchsgruppe zeigen Tiere mit „normaler“ und „anormaler“ Tracheenfunktion keine wesentlichen Unterschiede in ihren energetischen Leistungen, weil sie die Möglichkeit haben, sich den veränderten Lebensbedingungen durch Neuregulierung des Gasstoffwechsels in weitgehendem Maße anzupassen.

C. Zusammenfassung.

1. Nachdem sich herausgestellt hatte, daß bei *Culex*-Larven die Art der Kohlensäureabscheidung (durch die Körperoberfläche oder durch das Tracheensystem) nicht durch den Gasgehalt des Wassers bedingt wird, sollte zunächst der Einfluß wechselnden Salzgehaltes des Mediums auf die Funktion der Tracheen und die Mechanik des Gasaustausches untersucht werden. Um aber Submersionsversuche in Salzlösungen vornehmen zu können, mußten zuerst umfassende Vorversuche über die Lebens- und Entwicklungsmöglichkeiten der Larven in Wasser von verschiedenem Salzgehalt angestellt werden.

2. Als Zuchtungsmedien, in die die Larven aus dem Aquarium überführt wurden, sind Normallösungen der Chloride, Nitrate und Sulfate von Natrium, Kalium, Calcium und Magnesium verwandt worden. Für die Beurteilung der Wirkungsweise der Salzlösungen gleicher Konzentration wurde der Mittelwert der Lebensdauer der in den betreffenden Konzentrationen gezüchteten Tiere zu Grunde gelegt und außerdem die Beobachtungen, die sich im einzelnen über Häutung, Verpuppung und Imagobildung ergaben. So war es möglich zwischen „tödlichen“ (Tod der Larve innerhalb 24 Stunden), „indifferenten“ und „entwicklungshemmenden“ Lösungen zu unterscheiden. „Tödlich“ wirken alle $\frac{n}{2}$ -Lösungen und die $\frac{n}{4}$ -Lösungen der Nitrate sowie des Kalium- und Magnesiumchlorids. Mit Ausnahme des KNO_3 konnte bei allen benutzten Salzen eine „indifferent“ wirkende Konzentration festgestellt werden, und zwar in Form der $\frac{n}{32}$ - oder $\frac{n}{64}$ -Lösung, bei Kochsalz schon in Form der $\frac{n}{16}$ -Lösung. „Entwicklungshemmende“ Lösungen lieferten die Natrium- und Kaliumsalze der Chloride und Sulfate, und zwar wurde ein Larvenleben festgestellt von 70 bzw. 69 Tagen in $\frac{n}{32}$ bzw. $\frac{n}{64}$ NaCl , von 57 Tagen in $\frac{n}{32}$ KCl , von 37 Tagen in $\frac{n}{64}$ Na_2SO_4 und (durchschnittlich) von 38 Tagen in $\frac{n}{32}$ K_2SO_4 .

3. Der Einfluß der Salze ist (innerhalb bestimmter Grenzen) verschieden, je nachdem man die Lösung einwirken läßt auf „große“ bzw. „kleine“ Larven, d. h. auf Tiere, die sich im letzten bzw. einem

der beiden mittleren Larvenstadien befinden. Die am schädlichsten wirkenden Salze Natrium- und Kaliumnitrat üben auf „kleine“ Larven eine noch stärker schädigende Wirkung aus als auf „große“; die Magnesiumsalze lassen in dieser Hinsicht keine Gesetzmäßigkeit erkennen, die übrigen Salze verhalten sich in den stärksten Lösungen wie Natrium- und Kaliumnitrat; mit abnehmender Konzentration nimmt der Schädigungsgrad dieser Salze auch ab, und zwar können sich jetzt „kleine“ Larven an den veränderten Salzgehalt wesentlich besser anpassen, als „große“ Tiere.

4. Nach Überführung der Larven in Gemische aus solchen Salzen, in denen die mittlere Lebenszeit der Larven annähernd gleich war, trat niemals eine Herabsetzung, wohl aber in manchen Fällen (besonders bei Mischung von $\frac{n}{8}$ NaCl und $\frac{n}{16}$ KCl) eine deutliche Verlängerung der Lebensdauer ein (maximal um 33,6 Tage). Die Puppen- und Imagobildung wird in diesen Fällen jedoch keineswegs in demselben Maße begünstigt.

5. Den benutzten Salzlösungen gegenüber verhalten sich die Culicidenlarven ähnlich wie die (ebenfalls mesosaproben) Daphnien, aber wesentlich anders als Chironomidenlarven (Polysaprobien), die durchschnittlich 4—5mal so großen Salzgehalt vertragen.

6. Es wurden nun Larven, die in einzelnen dieser Salzlösungen „vorbereitet“ waren, oder auch solche, die in Aquariumswasser gelebt hatten, in Leitungswasser oder in Salzlösungen submergiert. Es zeigte sich zunächst, daß auch bei der Submersion die Anwesenheit bestimmter Ionen die Lebensenergie der Tiere herabsetzt. Geht der Submersion in Salzwasser eine „Vorbereitung“ des Tieres in demselben Medium voraus, so kann eine Anpassung an den veränderten Salzgehalt stattfinden aber nur für den Fall, daß die Lösung keinen „tödlichen“ Charakter hat.

7. Als Hauptergebnisse dieser Versuche hat zu gelten, daß eine Kohlensäurespeicherung in den Haupttracheenstämmen und evtl. eine Abgabe von Gasblasen durch das Stigma der Atemröhre erzielt werden kann durch Anwendung einer tödlich wirkenden Salzlösung als Submersionsmedium (oder auch als Vorbereitungs- und Submersionsmedium). Vorbereitung in Salzwasser und Submersion in Leitungswasser stellen keine geeigneten Bedingungen dar.

8. Die bis jetzt vorliegenden Ergebnisse berechtigen zu folgenden

Anschauungen über den Mechanismus des Gasaustausches bei den Culicidenlarven:

Tracheensystem wie Körperoberfläche (inkl. Kiemenblättchen) vermitteln den Gasaustausch, und zwar dienen beide Organe sowohl der Sauerstoffaufnahme wie der Kohlensäureabscheidung.

Unter normalen Bedingungen nimmt wohl das Tracheensystem durch das Stigma der Atemröhre Sauerstoff in ausreichendem Maße auf, und die Körperoberfläche scheidet die weitaus größere Menge der im Cellularstoffwechsel entstandenen Kohlensäure aus. Es ist aber anzunehmen, daß — auch normalerweise — daneben die Fähigkeit zur Sauerstoffaufnahme durch die Haut und zur Kohlensäureabscheidung durch das Tracheensystem, wenn auch in bescheidenen Grenzen, besteht. Von großer Bedeutung wird aber dieser in umgekehrter Richtung sich vollziehende Gastransport unter anormalen Lebensbedingungen, z. B. dann, wenn — wie bei einer Reihe der besprochenen Submersionsversuche — tödlich wirkende Ionen in den Organismus eingedrungen sind, die den Cellularstoffwechsel störend beeinflussen, aber wahrscheinlich auch dann, wenn die Larven unmittelbar vor einer Häutung stehen, kurz: in allen den Fällen, in denen es sich um eine akute oder in der Entwicklung begründete Störung des physiologischen Gleichgewichts des Organismus handelt.

9. Die „anormale“ Tracheenfunktion, d. h. die Kohlensäureansammlung in den Tracheen und die Abscheidung von Gasblasen durch das Stigma wäre demnach nicht als Zeichen einer allgemeinen Degeneration der Larven, als pathologische Erscheinung, aufzufassen, sondern sie hätte als Ausdruck einer Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen zu gelten.

Vorstehende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W. angefertigt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Universitätsprofessor Dr. W. STEMPELL, sage ich auch an dieser Stelle herzlichen Dank für das Interesse, das er den Untersuchungen stets entgegengebracht hat.

Herr Privatdozent Dr. A. KOCH gab die Anregung zu vorstehenden Untersuchungen. Vermöge seiner besonderen Sachkenntnis unterstützte und förderte er meine Arbeit sowohl in praktischer Hinsicht als auch bei der Zusammenstellung des Materials in überaus liebenswürdiger und selbstloser Weise. Für diese, mir jederzeit gern erwiesene Hilfe möchte ich ihm meinen tiefgefühlten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

- 1734—1742. RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insects, Paris.
1778. SLABBER, M., Natuurkundige Verlustingen, Haarlem.
1836. CUVIER, G., Le règne animal. Insectes, Paris.
1836. NEWPORT, G., On the respiration of insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc., London.
1837. DUTROCHET, H., Du mécanisme de la respiration des insects. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, Vol. 2, Paris.
1861. RATHKE, H., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Atemprozeß der Insekten, in: Schriften phys.-ökon. Ges. Königsberg, Jg. 1.
1877. PALMÉN, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems, Leipzig.
1877. SCHWANKEWITSCH, W., Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 29.
1887. RASCHKE, E. W., Die Larve von *Culex nemorosus*, in: Arch. Naturgesch., Jg. 53.
1888. HARTOG, M., Preliminary note on the functions and homologies of the contractile vacuole in plants and animals, in: Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc.
1890. DEWITZ, H., Einige Beobachtungen, betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven, in: Zool. Anz., Vol. 13.
1890. HURST, C. H., The pupae stage of *Culex*, in: Stud. biol. Labor. Owen's Coll. Manchester.
1893. KOLBE, H. J., Insektenkunde, Berlin.
1894. LOCKE, F., in: Ctrbl. Physiol., Vol. 8.

1900. LECAILLON, A., Sur les rapports de la larve et de la nymphe du cousin (*Culex*) avec le milieu ambiant, in: Bull. Soc. philom., Paris.
1900. LOCKE, F., in: Ctrbl. Physiol., Vol. 14.
1902. GÖTHLIN, G. F., in: Skand. Arch. Physiol., Vol. 12.
1902. SAMTER und HEYMONS, Die Variationen der *Artemia salina* LEACH und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, in: Anh. Abh. Akad. Wiss., Berlin.
1903. PACKARD, A. S., Test-book of Entomology, Newyork.
1904. HENNEGUY, S. F., Les insectes, Paris.
1905. DEGEN, Untersuchungen über die kontr. Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas, in: Botan. Zeit., Jg. 63.
1905. EYSELL, A., Die Stechmücken, in: Handb. Tropenkrankheiten, Vol. 2.
1905. OSTWALD, W., Versuche über die Giftigkeit des Seewassers für Süßwassertiere, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 106.
1907. BAGLIONI, S., Einige Daten zur Kenntniss der quantitativen Zusammensetzung verschiedener Körperflüssigkeiten von Seetieren (Fischen und einigen Wirbellosen), in: HOFFMEISTER's Beitr., Vol. 9.
1907. EYSELL, A., Beiträge zur Biologie der Stechmücken, in: Arch. Schiffs- und Tropenhyg., Vol. 11.
1907. HOFER, B., in: Arb. Gesundheitsamt Berlin, Vol. 25.
1907. LÜBBEN, H., Die innere Metamorphose der Trichopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat.
1907. OSTWALD, W., Über die Beziehungen zwischen Adsorption und Giftigkeit von Salzlösungen für Süßwassertiere, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 120.
1908. FÜHNER, H., Über eine Speisungsflüssigkeit für Selachierherzen, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 8.
1909. BERLESE, A., Gli insetti, Vol. 1, Milano.
1909. KEILKACK, S., Phyllopoden, in: Süßwasserfauna Deutschlands, Jena.
1909. ROSEMAN, R., LANDOIS' Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Berlin.
1909. VERWORN, M., Allgemeine Physiologie, Jena.
1910. GRÜNBERG, K., Diptera, in: Süßwasserfauna Deutschlands, Jena.
1910. HERTWIG, R., Lehrbuch der Zoologie, Jena.
1910. LAMPERT, K., Das Leben der Binnengewässer, Leipzig.
1910. ZÜLZER, M., Der Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vakuole, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 29.
1911. BOTTAZZI, F., Das Cytoplasma und die Körpersäfte, in: Handb. vergl. Physiol., Jena.
1911. KROGH, A., On the hydrostatic mechanism of the *Corethra* Larva etc., in: Skand. Arch. Physiol., Vol. 25.

1911. LOEB, J., Können die Eier von *Fundulus* und die jungen Fische in destilliertem Wasser leben?, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 31.
1911. —, Die Erhöhung der Giftwirkung von KCl durch niedrige Konzentrationen von NaCl, in: Biochem. Ztschr., Vol. 32 (vgl. außerdem Vol. 32, 1911; Vol. 36, 1911; Vol. 39, 1912; Vol. 43, 1912).
1911. LOEB, J. und H. WASTENEYS, Die Entgiftung von Kaliumsalzen durch Natriumsalze, *ibid.*, Vol. 31 (vgl. außerdem Vol. 33, 1911; Vol. 39, 1912).
1911. PÜTTER, A., Vergleichende Physiologie, Jena.
1912. BABÁK, E., Zur Physiologie der Atmung bei *Culex*, in: Internat. Rev. Hydrobiol., Vol. 5.
- 1912—1915. HOWARD, S. O. DYAR, H. G. et F. KNAB, The Mosquitos of North and Central America and the West Indies, Washington.
1912. OPPENHEIMER, C., Grundriß der Biochemie, Leipzig.
1912. SACK, P., Aus dem Leben unserer Stechmücken, Jena.
1912. BABÁK, E., Die Mechanik und Innervation der Atmung, in: Handb. vergl. Physiol., Jena.
1913. BUGNION, E., Hexapoda, in: A. LANG, Handb. d. Morphol. d. wirbell. Tiere, Jena.
1913. DEEGENER, P., Respirationsorgane, in: SCHRÖDER, Handb. d. Entomologie, Jena.
1913. v. FÜRTH, O., Vergl. chem. Physiol. der niederen Tiere, Jena.
1913. LOEB, J., Artificial parthenogenesis and fertilization, Chicago.
1913. SCHMIDT, R., Die Salzwasserfauna Westfalens, in: Jahresb. westf. Prov.-Ver. Wiss. Kunst, Münster.
1913. SCHNEIDER, P., Beitrag zur Kenntnis der Culiciden in der Umgebung von Bonn, in: Verh. naturh. Ver. Preuß. Rheinl. Westf., Jg. 70.
1914. ESCHERISCH, K., Insekten, in: Handwörterbuch d. Naturwiss., Vol. 5, Jena.
1914. HIRSCH, E., Biologische Wirkung einiger Salze, in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Physiol.
1914. STEMPELL, W., Die Funktion der pulsierenden Vacuole, *ibid.*, Vol. 34, Physiol.
1915. WUNDSCH, H. H., *Artemisia (Artemia) salina* (L.) in Mitteldeutschland, in: Zool. Anz., Vol. 43.
1915. EMMERICH, R. und O. LOEW, Studien über den Einfluß mehrerer Salze auf den Fortpflanzungsprozeß, in: Arch. Hygiene, Vol. 84.
1915. v. FRANKENBERG, G., Die Schwimmblasen von *Corethra*, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Physiol.
1915. LIPSCHÜTZ, A., Allgemeine Physiologie des Todes, Braunschweig.
1916. STEMPELL, W. und A. KOCH, Elemente der Tierphysiologie, Jena.

1916. THIENEMANN, A., Beiträge zur Kenntnis der westfälischen Fauna. VI. Über einige Krebstiere der westfälischen Fauna, in: 44. Jahresh. westf. Prov. Ver. Wiss. Kunst, Münster.
1916. v. TSCHERMAK, A., Allgemeine Physiologie, Vol. 1, Berlin.
1916. ZLATAROFF, A., Über das Altern der Pflanzen, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 17.
1917. BRESSLAU, E., Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise unserer Stechmücken, in: Biol. Ctrbl., Vol. 37.
1917. KOCH, A., Über den Tod, in: Aus der Natur.
1918. —, Studien an Larven von *Culex pipiens* bei der Submersion, in: Zool. Anz., Vol. 50, No. 3, 4.
1918. WILHELMI, J., Die hygienische Bedeutung der angewandten Entomologie, in: Flugschriften deutsch. Ges. angew. Entomol., No. 7, Berlin.
1919. KOCH, A., Messende Untersuchungen über den Einfluß von Sauerstoff und Kohlensäure auf das Verhalten von *Culex*larven bei der Submersion, in: Zool. Jahrb., Vol. 37, Physiol.
1918. GOFFERJE, M., Die Wirkung verschiedener Salze auf Larven von *Culex pipiens* L., in: Mitt. zool. Inst. Univ. Münster i. W., Heft 1 (Vorl. Mitt.).

Nachtrag.

- KOCH, A., Die Atmung der Culicidenlarven, in: Mitt. Zool. Inst. Münster, 1921.
- KREISEL, C., Über den Einfluß von Sauerstoff, Kohlensäure und Neutralsalzen auf Culiciden-Larven und -Puppen, *ibid.*



Neuerscheinungen
aus dem Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

Die Zeichenkunst

im Dienst der beschreibenden Naturwissenschaften

Von

Ferdinand Bruns

Zeichenlehrer am Realgymnasium in Barmbeck-Hamburg

Mit 6 Abbildungen im Text und 44 Tafeln

VIII, 100 S. 4^o (30 × 23 cm) 1922 Mk 90.—, geb. Mk 115.—

Inhalt: Einleitung. — Das Zeichnen der „Primitiven“. — Zeichnen nach ebenen Gebilden: 1. Blattformen. 2. Schmetterlingsflügel. 3. Die Verwendung der Hinweisstriche. 4. Das Kopieren. 5. Das Zeichnen nach ebenen Schnitten. — Zeichenapparate. — Reproduktionstechnik: Die photomechanischen Reproduktionsmethoden. (Lichtdruck, Autotypie, Strichätzung.) — Zeichnen nach räumlichen Gebilden. 1. Das Projektionszeichnen. (Blattspurstränge, Blütengrundrisse.) 2. Blattüberschneidungen. (Gedrehte und gewundene Achsengebilde.) 3. Die Perspektive. (Blütenstände.) — Die Silhouette. — Schwarz-Weiß-Malerei. — Licht und Schatten. — Spiegelung und Reflex. — Das Zeichnen nach mikroskopischen Präparaten. — Das Wandtafelzeichnen. — Aus der Geschichte des naturwissenschaftlichen Zeichnens. — Namen- und Sachverzeichnis.

In diesem Buche ist von der Zeichenkunst nur insoweit die Rede, als sie in erster Linie dem Naturwissenschaftler Dienste leisten kann. Es vermittelt ein Lehrverfahren, das sich zum Ziele setzt, den Zeichner zu befähigen, solche Gegenstände mit den Ausdrucksmitteln der Zeichnung und der Malerei nachzubilden, deren Betrachtung Aufgabe der beschreibenden Naturwissenschaften ist, oder Ideen auszudrücken, die dem Arbeitsbereich dieser Wissenschaften angehören.

Das vorliegende Werk ist durchaus wissenschaftlich orientiert und in der Problemstellung und Durchführung vollkommen original und füllt eine Lücke, die nicht nur in der deutschen Literatur, sondern auch im ausländischen Schrifttum allgemein vorhanden ist. Es dürfte allen wissenschaftlich Arbeitenden, die Abbildungen herzustellen haben, große Dienste leisten und namentlich für naturwissenschaftliche Autoren ein schätzbares Unterrichtswerk bilden.

Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere

Herausgegeben von

Prof. Dr. F. Keibel,

Direktor des anatomisch-biologischen Institutes der Universität Berlin.

Dreizehntes Heft.

Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels (*Spermophilus citillus*).

Von

o. ö. Prof. Dr. **Otomar Völker-Brünn**, Universität.

Mit 5 Abbildungen im Text und 3 Tafeln.

VI 332 S. gr. Fol. (35,5 × 27,5 cm). 1922. Mk 220.—

Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche

Von

Dr. Johannes Meisenheimer

ord. Professor der Zoologie an der Universität Leipzig

I. Teil: Die natürlichen Beziehungen

Mit 737 Abbild. im Text XIV, 896 S. Lex. 8° 1921 Mk 180.—, geb. Mk 210.—

Inhalt: 1. Gameten und Gametocyten. (Die einzelligen Organismen.) — 2. Der Gametocytenträger. — 3. Der Gametocytenträger 2. Ordnung. — 4. Zwittertum und Getrenntgeschlechtlichkeit. — 5. Ueber die Eigenart zwittriger Organismen. — 6. Die primitiven Begattungsformen. — 7. Die unechten Begattungsorgane (Gonopodien) und ihre Berätigung. — 8./9. Die echten Begattungsorgane. (I. Vorstufen, Anfänge und primitive Zustände. II. Die komplizierten Zustände.) — 10. Die Korrelation zwischen männlichen Begattungsorganen und weiblichen Empfangsorganen. — 11. Haftorgane, Greif- und Klammerapparate im Dienste geschlechtlicher Betätigung. — 12. Die spezifisch geschlechtlichen Reizorgane mechanischer Art und die Wollustorgane. — 13./17. Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Werbung und der Gewinnung der Weibchen. (I. Der Kontraktionstrieb und die Mittel zu seiner Betätigung. II. Die Vermittlung sexueller Annäherung und Empfindung durch den Tastsinn. III. Die Produktion und Verwendung von Schmeck- und Riechstoffen im Dienste der geschlechtlichen Annäherung. IV. Die sexuellen Locktöne. V. Die ornamentalen Sexualcharaktere.) — 18. Die sexuellen Waffen. — 19. Die Hilfsorgane der Eiablage. — 20./21. Die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege. (I. Die Gewährung von Schutz und günstigen Außenbedingungen. II. Die Darbietung des Lebensunterhaltes.) — 22. Stufen sexueller Organisationshöhe. — 23. Uebertragung spezifischer Geschlechtsmerkmale von Geschlecht zu Geschlecht. — 24. Herkunft und Ausbildung peripherer Geschlechtsmerkmale. — Literaturanmerkungen (73 S.) und Autorenverzeichnis hierzu (9 S.) — Sachregister (30 S.).

Sexualitätsprobleme sind in unserer Zeit an Intensität wie Ergiebigkeit der Bearbeitung in den Vordergrund biologischer Forschung getreten wie nie zuvor. Und doch fehlte es bisher völlig an einem streng wissenschaftlichen Werk, welches diese Probleme von einem die ganze Organismenwelt der Tiere umspannenden Gesichtspunkt aus zu erfassen suchte. Das will das vorliegende Buch, wenn es auf vergleichenden physiologischen und biologischen Grundlagen zu einer einheitlichen Beurteilung sexueller Gestaltung und sexueller Lebensäußerungen aller tierischen Wesen zu gelangen strebt; auch des Menschen, der hier nur als Sonderfall unendlich mannigfachen Geschehens erscheint, in allen seinen Sexualäußerungen eingereiht wird in weite biologische Zusammenhänge. Die Darstellung bemüht sich bei steter Wahrung strengster Wissenschaftlichkeit um eine Fassung, die es jedem, dem die Grundelemente tierischer Morphologie und Systematik vertraut sind, ermöglicht, den Ausführungen des Verfassers zu folgen.

Das Werk ist mit zahlreichen Abbildungen versehen und auf bestem, holzfreiem Papier hergestellt.

Münch. mediz. Wochenschrift, 1922, Nr. 10: ... ein Werk, das sicher auf lange Zeit hin grundlegend sein wird. Mit peinlichster Gewissenhaftigkeit wird alles behandelt, was auf die natürlichen Beziehungen der Geschlechter zueinander in allen Arten des Tierreiches Bezug hat. In klarer, leicht verständlicher Weise, erläutert durch zahlreiche vorzügliche Abbildungen, werden die bisher ermittelten Tatsachen geschildert und an sie die Schlussfolgerungen angeknüpft. ... Was M. bringt, ist sachliche Darstellung, echte Wissenschaft. ... Das Buch ist wohl in erster Linie für den Forscher gedacht; ihm bringt es reichste Belehrung und ihm, und es ist das, ein weitvolles Nachschlagewerk sein ... (H. Suetev.)

Die deutsche Ausgabe ist erschienen bei R. Oldenbourg, München-Berlin, betr. Naturgeschichte.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

BEGRÜNDET VON J. W. SPENGEL

HERAUSGEGEBEN VON PROF. DR. S. BECHER IN GIESSEN

BAND 39, HEFT 3

MIT 22 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1923

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

(Abt. f. Physiol., Bd. 39, 3)
Seite

WILLE, JOHANNES, Biologische und physiologische Beobachtungen und Versuche an der Käsefliegenlarve (<i>Piophilæ casei</i> L.). Mit 4 Abbildungen im Text	301
LEHMANN, CONRAD, Untersuchungen über die Sinnesorgane der Medusen. Mit 18 Abbildungen im Text	321

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre.

Von

Dr. Ludwig Plate,

Prof. der Zoologie und Dir. des phyletischen Museums an der Universität Jena.

Erster Teil:

Einleitung, Cytologie, Hystologie, Promorphologie, Haut, Skelette, Lokomotionsorgane, Nervensystem.

Mit 557, teilweise farbigen Abbildungen.

VI, 629 S. gr. 8°

1922

Gr.-Z. 9.—, geb. 13.—

Das vorliegende auf vier Bände berechnete Werk will die Abstammungslehre nach möglichst vielen Seiten beleuchten und fördern. Es ist entstanden aus den Zoologischen Hauptvorlesungen, die der Verfasser seit vielen Jahren in Berlin und Jena gehalten hat. Durch ein umfangreiches Literaturstudium, von dem das Verzeichnis am Schlusse jedes Bandes Zeugnis ablegt und durch eigene Untersuchungen hat er den Inhalt jener Vorlesungen so erweitert, daß ein dem derzeitigen Stande der Wissenschaft entsprechendes Bild der behandelten Kapitel entstanden ist. Der zweite Teil wird die Sinnesorgane zum Gegenstand haben. In dem dritten sollen weitere Kapitel der vergleichenden Anatomie dargestellt werden, während der vierte zeigen soll, in welcher Weise die Systematik, die Experimental-Zoologie einschließlich der Vererbungsforschung, die Embryologie, die Tiergeographie und die Paläontologie, die Fragen der Abstammungslehre fördern und klären. Eine Erörterung der allgemeinen Probleme der Deszendenztheorie wird das ganze Werk beschließen. Gegenwärtig fehlt es an einem Werke, welches die in den letzten Dezennien gewonnenen Ergebnisse jener Disziplinen zusammenfaßt und damit den gegenwärtigen Stand der Wissenschaft klar herausarbeitet. Diesem Bedürfnis soll dieses Werk genügen. In welcher hervorragender Weise sich der Verfasser seiner schwierigen und umfassenden Aufgabe erdiedigt, zeigt der vorliegende erste Band, der in Zoologenkreisen allgemeinsten Beachtung sicher sein wird.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Biologische und physiologische Beobachtungen und Versuche an der Käsefliegenlarve (*Piophilæ casei* L.).

Von

Dr. Johannes Wille,

ehem. Assistent an der Biologischen Reichsanstalt für Land- u. Forstwirtschaft
Berlin-Dahlem.

Mit 4 Abbildungen im Text:

Zur Bekämpfung tierischer Schädlinge sind in letzter Zeit gasförmige Mittel in weitestem Maße herangezogen worden. Mit verschiedenen Gasen hat man ausgezeichnete Ergebnisse erzielt, und es steht zu erwarten, daß einerseits die bisher angewendeten gasförmigen Bekämpfungsmittel in ihrer Anwendungsmöglichkeit weiter ausgebaut, andererseits neue, bisher noch nicht für diese speziellen Zwecke erprobte Gase in den Kreis der Betrachtung und Verwendung als Schädlingsbekämpfungsmittel hineingezogen werden.

Über die eigentliche toxische Wirkung eines Gases auf den tierischen Organismus des Schädlings ist bisher so gut wie nichts bekannt. Praktisch tritt dieser Gesichtspunkt ja auch in den Hintergrund, denn es kommt zunächst nur darauf an, den Tod bzw. eine dauernde Schädigung des betreffenden Schädlings mit einem Bekämpfungsmittel zu erreichen, unter möglicher Schonung des umgebenden Mediums, in dem der Schädling haust. Wissenschaftlich dagegen ist es von unschätzbarem Wert, wenn man feststellen kann, an welchen Organen ein Bekämpfungsmittel angreift und welche Veränderungen es hier hervorruft. Dieser Gesichtspunkt

ist besonders von Wichtigkeit, wenn man sich der Erforschung neuer Bekämpfungsmittel zuwenden will. Die Grundlage für diese Frage ist aber natürlich eine genaueste und eingehende Kenntnis der normalen Verhältnisse bei dem betreffenden Schädling. Deshalb muß eine durchdringende Erforschung der Biologie und Physiologie eines jeden Schädlings vorausgehen, ehe man zu seiner Bekämpfung schreiten kann.

Bei gasförmigen Bekämpfungsmitteln spielen natürlich diejenigen Stellen am Schädlingsorganismus die Hauptrolle, an denen Gase aufgenommen werden, also die Atmungsorgane. Wie kompliziert die Verhältnisse hier liegen können, habe ich früher an einem Beispiel einmal durchgeführt (Beiträge zur Kenntnis der Respirationsorgane an Tachinenpuppen, in: Zool. Anz., Vol. 52). Auch andere Organsysteme wären wohl bei der Prüfung gasförmiger Mittel mit in Betracht zu ziehen, wenn man z. B. die unmittelbare Diffusion durch die Haut und Absorption durch das Blut oder die Leibeshöhlenflüssigkeit berücksichtigt.

Neben der Kenntnis des Schädlings und seiner Organe sind in gleichem Maße natürlich die Gase in ihren physikalischen Gesetzen und ihrer chemischen Zusammensetzung zu berücksichtigen. Die bekannten Beziehungen zwischen Druck, Volumen und Temperatur sind als die Grundlagen anzusehen, hinzu kommen noch neben anderem die Erscheinungen der Diffusion, Adsorption und Absorption. Außer diesen für alle Gase gültigen Gesetzen ist selbstverständlich die chemische Zusammensetzung für die Wirkung eines Gases auf den tierischen Organismus als Schädlingmittel ausschlaggebend. Diese chemischen Verhältnisse sind besonders auch zu berücksichtigen, wenn man unter Umständen bei der Gasbehandlung auftretende Nebenschädigungen (z. B. an Farben, Geweben, Metallen, Nahrungsmitteln, lebenden Pflanzen usw.) in Rechnung stellen muß. Hierbei ist der Feuchtigkeitsgrad ein nicht zu unterschätzender Faktor.

Also einerseits muß man mit den Gasen und ihren Gesetzen vertraut sein, andererseits soll die Kenntnis der normalen Lebensvorgänge den Prüfstein bilden für die entstehenden pathologischen Zustände nach Beeinflussungen und Reizungen durch Gase.

Läßt man auf ein Tier, wählen wir als Beispiel die Käsefliegenlarve, ein Gas einwirken, so sind ganz bestimmte Erscheinungen im Verhalten des Tieres die Folge. Sie äußern sich in unserem gewählten Beispiel in unruhigem Umherkriechen und Springen, bei

erhöhter Konzentration und verlängerter Einwirkungszeit in krampfhaften Bewegungen und schließlicher Bewegungsstarre. In letzterem Fall tritt die bekannte wichtige Relation des HAER'schen c. t.-Produktes in Erscheinung: Konzentration mal Einwirkungszeit gleich Tödlichkeitszahl, worauf hier nur hingewiesen werden soll. Nun erhebt sich bei der Beobachtung aller dieser Erscheinungen die wichtige Frage: Sind diese bestimmten Erscheinungen auf die spezielle Gaswirkung oder auf andere allgemeine Ursachen zurückzuführen? Muß man diese Erscheinungen dem „Gift“ des Gases oder den allgemein veränderten ökologischen Bedingungen zuschreiben? Will man diese Frage bis zu einem gewissen Grade klären, so kann man das Verhalten des behandelten Tieres prüfen, wenn man nicht gleich mit Gasen einen Angriff macht, sondern nur um ein Geringes die Verhältnisse, in denen der Schädling normalerweise lebt, verändert. Hierdurch ist es gleichzeitig möglich, einen Einblick in die normalen Lebensvorgänge, besonders auch in die Physiologie des Tieres zu erhalten. Man zerlegt also die komplexe Größe des komplizierten Vorgangs einer Gasschädigung oder -reizung in die einzelnen kleinen Faktoren verschiedener Reize oder Schädigungen, die in ihrer Gesamtheit dann wieder das Gesamtbild ergeben würden.

Im folgenden soll an dem Beispiel der Käsefliegenlarve der Versuch gemacht werden, einzelne Reizungen zu betrachten und daraus zunächst die Schlüsse auf die Biologie und Physiologie des behandelten Tieres zu ziehen. Die Käsefliegenlarve wurde aus zwei Gründen gewählt. Einmal ist das Tier leicht zu züchten; mit wenig, alle Monate einmal erneuertem Weichkäse kann man bei Zimmertemperatur die Zuchten dieses Tieres ständig in Gang halten und verfügt bei der starken und schnellen Vermehrung der Fliegen über ein reiches Versuchsmaterial. Andererseits spricht ein wirtschaftlicher Faktor mit: das Halten größerer Versuchstiere (Kaninchen, Katzen, Ratten, Mäusen) ist bei der jetzigen Wirtschaftslage derartig kostspielig, daß selbst mit Geldmitteln reich versehene Institute nur in eingeschränktem Maße sich derartige Zuchten von Versuchstieren leisten können. Es war deshalb unser Bestreben, mit möglichst geringen Kosten Versuchsmaterial heranzuziehen. Dieser Anforderung entspricht eine Käsefliegenzucht in weitestem Maße.

Vom Leben der Käsefliege besitzen wir eine sehr eingehende und gründliche Darstellung von BACHMANN (1), in der besonders

die Vollensekten in ihren interessanten Lebenserscheinungen behandelt werden. Das Ei-, Larven- und Puppenstadium sind von dem genannten Autor nicht so weitgehend berücksichtigt worden, und doch bietet gerade das biologische Verhalten der Larve von *Piophil*a, der sogenannten Käsemaße, des Interessanten genug. Besonders stark wird die Aufmerksamkeit eines jeden, der diese Larven einmal zu Gesicht bekam, durch die merkwürdig erscheinende Fortbewegungsart des Springens angeregt. Es ist daher leicht verständlich, daß diese bei Fliegenlarven sonst nicht allgemein zu beobachtende Erscheinung verschiedentlich in der Literatur erwähnt wird. BACHMANN (1), TASCHENBERG (10), DU BOIS-REYMOND (2) und andere konstatieren nur die sprungartige Bewegung, ohne sie im einzelnen zu untersuchen oder gar auf die physiologischen Ursachen einzugehen, warum die Tiere ihre kriechende Fortbewegungsart verlassen und zum Springen übergehen: „Bekanntlich biegen sich die Maden durch Berührung von Kopf- und Schwanzende in einem aufrehtstehenden Kreis zusammen, und schnellen sich unter Wiederausrecken des Körpers weit weg“ (TASCHENBERG, l. c., p. 142). KRAUSSE (6) hat eingehender den Sprungakt beschrieben und auch ein Itinerar einiger springender und kriechender Larven veröffentlicht. Als wichtigstes Ergebnis stellt er den negativen Phototropismus der Tiere fest. HAYCRAFT (4) sieht in dem Sprungakt der Käsemaden „The most interesting“ „hold and let go“ „mechanism“, er beschreibt das Springen, ohne allerdings die einzelnen Phasen richtig erkannt zu haben und gibt eine gute Momentphotographie einer Gruppe springender Käsefliegenlarven.

Die bisherigen Bearbeitungen haben also bis zu einem gewissen Grade schon eine Klärung des Sprungaktes der Käsemaße erbracht. Es erscheinen jedoch noch eine ganze Reihe Punkte der eingehenden Bearbeitung wert. Im folgenden sollen folgende Fragen besprochen werden: Welches ist die Fortbewegungsart in den verschiedenen Altersstadien? Wie kommt das Springen im einzelnen zustande, und welche morphologischen Elemente des Larvenkörpers sind besonders bei diesem Akt zu berücksichtigen? Welche Reize können als auslösende Ursachen der Sprungbewegung herangezogen werden.

1. Welches ist die Fortbewegungsart in den einzelnen Alterstadien? Aus den vom Weibchen ungefähr 24 Stunden nach der Copula abgelegten Eiern schlüpfen bei der Temperatur von 22–28° C nach durchschnittlich 48 Stunden die

jungen Larven. Sie sind ungefähr 1 mm groß, zeigen außer dem Kopfsegment 11 Segmente und kriechen munter umher; eine Sprungbewegung ließ sich bei den jungen Larven niemals feststellen. Die Kriechbewegung ist von BACHMANN (l. c., p. 15) folgendermaßen beschrieben worden: „Die Larve hält beim Kriechen das abgerundete Hinterende fest an den Boden angepreßt, erhebt den Körper frei in die Luft und hält prüfend Umschau, während der Hinterleib eine Stütze bildet. Bald darauf verschiebt sich der Inhalt des letzten Segmentes nach vorn, wodurch eine Verdickung entsteht. Diese läuft, sich ausgleichend, nach vorn, so daß scheinbar der spitze Kopfteil aus der Verdickung herauswächst und länger wird, zuletzt von einer zuckenden Bewegung begleitet.“ Dieser Darstellung, die auch für das Kriechen der älteren Larvenstadien voll zutrifft, will ich noch einige Beobachtungen hinzufügen. Eine besondere Unterstützung beim Kriechen leisten die am letzten Segment liegenden warzenartigen Wülste (Fig. A u. D), deren Gestalt wir später noch genau kennen lernen werden, und ebenso das vorletzte Segment, das ebenfalls warzenartige Ausstülpungen an seinem Hinterrande zeigt. Diese Gebilde üben eine Stoßbewegung bei der Fortbewegung ähnlich wie die Nachschieber bei Raupen aus. Im schmierigen Substrat des Käses wird ferner die Kriechbewegung nicht allein mit der Ventralseite, sondern auch mit der Rückenfläche ausgeführt. Hier finden sich daher beim vorletzten und letzten Segment auch noch einige bucklige Wölbungen, die als Stoßüberträger bei dem Vorwärtsschieben im weichen Käse dienen. Beim Kriechen spielen auch noch die übrigen 6 Abdominalsegmente (Fig. A 4—9) eine Rolle, indem sie den Stoß der kopfwärts verlaufenden Welle auf die Unterstützungsfläche übertragen. Als besondere Organbildung findet sich eine dreifache Reihe feiner Chitinzähnen auf der Ventralseite des Vorderrandes dieser Abdominalsegmente. Diese Zähne sind auf einem ganz schwachen Wulst angeordnet und mit ihren freien, feinen Spitzen nach hinten gerichtet. Die kriechende Vorwärtsbewegung wäre also nach der bisher gegebenen Schilderung als eine reine Stoßbewegung aufzufassen. Sie ist es aber nicht, sondern es gesellt sich noch eine Zugbewegung hinzu, diese wird vom Kopfsegment ausgeführt; als Vermittlungsorgan dienen die Mundhaken (s. u.). Läßt man Larven auf berußten Glasplatten kriechen, so kann man besser die Funktion dieser Organe beobachten, als es im Käse möglich ist. Das Vorderende der Larve bewegt sich hier tastend umher, jedoch handelt es

sich hier nicht so sehr um eine tastende Funktion der Nahrungssuche, als vielmehr um das Suchen nach einem Anheftungspunkt für das Hakenpaar der Maxillen (Fig. B). Auf der beruhten Glasplatte sieht man deutlich zwei feine parallele Striche, die bei diesen

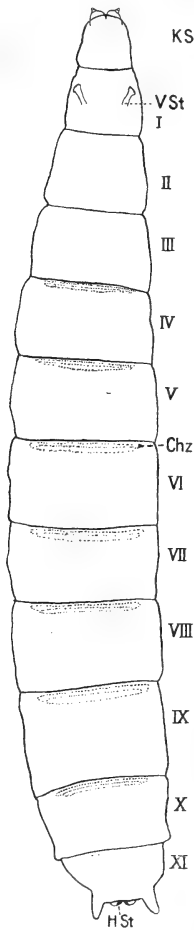


Fig. A.

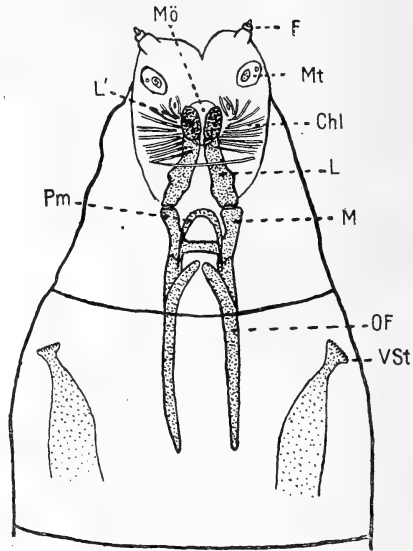


Fig. B.

Fig. A. Ausgewachsene Larve von der Bauchseite, ausgestreckt. 1:32. *K. S* Kopfsegment. *I—III* Thoraxsegmente. *IV—XI* Abdominalsegmente. *Chz* Chitinzähnen. *HSt* Hinterstigma. *VSt* Vorderstigma (am Rücken liegend, durchschimmernd eingezeichnet). Mundhakenapparat nicht eingezeichnet.

Fig. B. Kopf und 1. Thoraxsegment von der Bauchseite. 1:110. *F* Fühler. *Mt* Maxillartaster. *MÖ* Mundöffnung. *Chl* Chitinlamellen. *L* Außenlade der Maxille. *L'* frei aus der Mundöffnung hervorragender Teil derselben. *M* Mentum. *Pm* Prämentum. *OF* obere Fortsätze. *Vst* Vorderstigma, auf dem Rücken liegend, durchschimmernd.

Kopfbewegungen von vorn nach hinten abgezeichnet werden. Ist ein Fixierungspunkt gefunden, so zieht die Made den Körper nach, indem sie die Segmente fernrohrartig kopfwärts einstülpt unter schwacher Verdickung des Körperquerschnitts. Es tritt also nicht etwa das Bild der bekannten Spannerbewegung auf. Die Zugbe-

wegung ist viel weniger deutlich zu erkennen als die erst erwähnte Stoßbewegung, aber sie wird bei genauer Beobachtung der Tiere auf beruhten Glasplatten zweifelsfrei erkannt und läßt sich auch beim Kriechen der Made im Käse klar feststellen, denn die Kriechbewegung auf der Glasplatte und der Oberfläche des Käses ist sich völlig gleich. Das Vorwärtskriechen der Käsefliegenlarven ist als eine alterzierende Stoß- und Zugbewegung zu analysieren.

Die Larven wachsen sehr schnell heran. Wieviel Häutungen die Tiere bis zum ausgewachsenen Individuum durchmachen, ist sehr schwer festzustellen, denn es macht außerordentliche Schwierigkeiten in dem Käse die abgestoßenen leeren Larvenhäute aufzufinden, auch wenn man die einzelnen Larven isoliert hält. Einwandfrei waren zwei Häutungen und demnach drei Larvenstadien zu erkennen. Die Entwicklung der Tiere, die auf Käse gezogen wurden, dauerte vom Eischlüpfen bis zur beginnenden Verpuppung bei einer Temperatur von $22-28^{\circ}\text{C}$ 6 Tage. Die Häutungen konnten am 3. und 5. Tage festgestellt werden. Die Länge der Tiere nahm (bei gut ausgestreckten lebenden Larven gemessen) durchschnittlich jeden Tag 1 mm zu, so daß also schließlich eine Länge von 7 mm im Durchschnitt erreicht wurde. Einzelne Tiere wuchsen langsamer, sie erreichten nur 5 mm, andere bedeutend schneller, so daß sie bis auf 9 oder sogar 10 mm kamen. Auf diese individuellen Unterschiede will ich an dieser Stelle nicht näher eingehen, Ernährungsverhältnisse spielen hier scheinbar die Hauptrolle. Für diese Unterschiede der Größe könnte man wohl auch sexuellen Dimorphismus der Larven annehmen.

Von den einzelnen Larvenstadien zeigten nun die Larven I (bis zum 3. Tage) und die Larven II (bis zum 5. Tage) stets nur die Kriechbewegung. Niemals ließ sich bei ihnen eine Sprungbewegung feststellen, auch äußere Reize, wie starke Beleuchtung im Sonnenlicht, konnten niemals eine Sprungbewegung auslösen, sondern hatten nur eine beschleunigte Kriechbewegung zur Folge. Ganz anders war das Verhalten der Käsefliegenmaden aber vom 5. Tage an, also im Larvenstadium III. Neben der Kriechbewegung ließ sich jetzt die Sprungbewegung feststellen. KRAUSSE sagt zu diesem Punkt: „Je kleiner die Larven sind, desto weniger scheint dieser Modus der Fortbewegung (Springen) geübt zu werden; gewöhnlich ist er mit dem Kriechen kombiniert.“ Am 5. Tage sprangen die Tiere nur wenig, hauptsächlich nur dann, wenn sie aus ihrem Käsefutter herausgenommen und auf eine trockene Unter-

lage (Glas- oder Tischplatte) zur Beobachtung gelegt wurden. Am 6. Tage war das Springen bei allen Individuen eine ganz regelmäßige Erscheinung. Besonders lebhaft wurde diese Bewegungsart aber gegen Ende des 6. Tages. Abwechselnd springend und kriechend verließen die Maden den zähflüssigen Käse, kamen auf den trockenen Boden des Käfigs und sprangen hier auf dem Holz immer weiter, bis sie irgendeinen lichtgeschützten Winkel fanden, in welchem sie dann zur Verpuppung schritten. Die Kriechbewegung wurde allerdings nicht ganz eingestellt, trat aber gegenüber dem Springen stark in den Hintergrund. Augenscheinlich bereitet es den Maden Schwierigkeiten, auf trockenem Boden zu kriechen. Aber damit läßt sich der Sprung allein nicht erklären, es müssen andere Momente herangezogen werden. Zunächst war experimentell einwandfrei festzustellen, daß die Tiere mit dem Sprung eine allgemein negativ phototropische Richtung einschlugen, wie das bereits KRAUSSE erkannt und in seinem Itinerar dargestellt hatte. Wenn auch einzelne Sprünge zum Licht gerichtet waren, so war doch die Summe aller Sprünge vom Licht weg gewendet. Die Tiere beendeten ihre Bewegung in irgend einem sich bietenden lichtgeschützten Winkel, um sich dort zu verpuppen. Dieser Winkel durfte aber niemals feucht sein, denn sonst blieben die Tiere hier auch nicht liegen, sondern suchten einen anderen lichtgeschützten, aber trockenen Platz auf. So konnten sie durch einige Tropfen Wasser oder ein befeuchtetes Stück Filtrierpapier aus ihrem Schlupfwinkel leicht vertrieben werden. Wir können also über die Sprungbewegung vorläufig zusammenfassend sagen, daß das Springen nur im letzten Larvenstadium auftritt, und daß die Larven in diesem Stadium negativen Phototropismus zeigen.

2. Wie kommt das Springen im einzelnen zustande, und welche morphologischen Elemente des Larvenkörpers sind besonders bei diesem Akt zu berücksichtigen? Die bisherigen Bearbeiter drücken sich ziemlich allgemein über die Art der Sprungbewegung aus, so sagt BACHMANN (l. c., p. 19): „Diese akrobatischen Kunststücke kommen in der Weise zustande, daß das Tierchen sein Vorderende unter die Spitze des Hinterendes biegt und durch plötzliches Strecken seines Körpers mit einem Male wie eine Feder emporschnellt. Das sonst sehr zugespitzte Vorderende schwillt dabei stark an.“ Auch KRAUSSE (l. c., p. 395) hat den Sprungvorgang nicht näher analysiert: „Es handelt sich um ein Davonschnellen des Körpers, wobei die beiden Enden

einander genähert werden, ähnlich wie ein elastischer Stab davon-schnellt, wenn man die beiden Enden zusammenbiegt und losläßt. Das Vorderende scheint bei dem Zusammenbiegen immer nach innen zu kommen, d. h. das Hinterende überragt das Vorderende im Stadium des Bogens um ein Weniges.“

Um ein klares Bild des Sprungvorgangs zu gewinnen, müssen wir zunächst die morphologische Gestalt des Vorder- und Hinterendes der Larve näher betrachten. Das Kopfende (Fig. B) trägt besonders deutlich sichtbar einen paarigen Hakenapparat. In der Darstellung der einzelnen morphologisch und besonders phylogenetisch wichtigen Organe folge ich der Nomenklatur und morphologischen Deutung DE MEJERE'S (8), wobei ich es mir ersparen muß, um den Rahmen der Arbeit nicht zu überschreiten, auf die kleinsten Einzelheiten einzugehen. Der Kopf trägt an seinem Vorderende auf 2 Vorwölbungen die Fühler, die aus 3 Gliedern bestehen (Fig. B *F*). Ventralwärts von den Fühlern liegt jederseits eine kleine, stärker chitinierte Scheibe, die in einem ovalen Felde 3, zuweilen auch 4 kurze Sinnesborsten trägt (*Mt*). Diese Gebilde sind wohl als die Maxillartaster aufzufassen. Unser Hauptaugen-

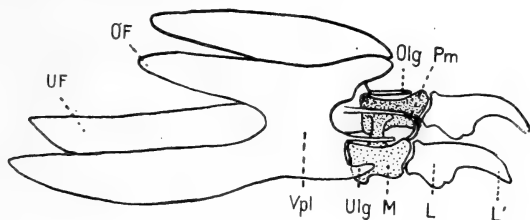


Fig. C. Schlundgerüst herauspräpariert, von der Seite. 1:133. *Vpl* Vertikalplatten. *UF* untere Fortsätze. *Olg*, *Ulg* obere, untere Lateralgräte. Die übrigen Bezeichnungen wie Fig. B.

merk haben wir auf den Hakenapparat zu richten (Fig. C). Er setzt sich zusammen aus den mit ihren Spitzen frei aus der Mundöffnung hervorragenden Mundhaken (*L*), die die Außenlenden der Maxillen darstellen. Sie sind gelenkig verbunden mit den übrigen Teilen des Schlundgerüsts, an dem das H-förmige Mentum (*M*), die breiten Vertikalplatten (*Vpl*), die kurzen oberen und längeren unteren Fortsätze (*OF*, *UF*) klar zu unterscheiden sind. Eine eingehendere Betrachtung zeigt weiter, daß je eine Lateralgräte dorsal über die Seitenteile des Mentums greift (*Olg*), und daß auch ventral eine breitere Gräte (*Ulg*) sich unter diesen Skeletteil schiebt. Da-

durch ist das Mentum elastisch in die Ventralplatten eingefügt. Diese selbst biegen sich mit ihrem dorsalen Ende zusammen, sie sind aber an diesem Punkte nicht miteinander verwachsen, sondern nur durch ein starkes Muskelband verbunden. Im kopfwärts gerichteten Teile des Hförmigen Mentums liegt noch eine parabelartig gebogene Spange (*Pm*), die mit ihren freien Enden jederseits an der Innenseite der Vertikalplatten Anschluß gewinnt. In diesem Gebilde haben wir wohl das Prämentum zu erkennen. Die einzelnen eben kurz geschilderten Skeletteile sind untereinander durch Muskelbänder verbunden, so daß das ganze Gebilde, besonders aber die frei hervorragenden Mundhaken sich in dorsoventraler Richtung und von vorn nach hinten und umgekehrt leicht bewegen können. Die Mundöffnung wird nach hinten und an den Seiten von einer Reihe hell gefärbter, schmaler Chitinlamellen (*Chl*) umrahmt. Diese liegen in der Haut der Kopfkapsel, sind also nur als besondere Strukturen des Integuments anzusprechen. Die Vorderstigmen (*Vst*) befinden sich dorsal an den Seitenteilen des 1. Segments und zeigen 9 fingerförmig verlängerte Knospen. Das ganze Stigma ist einziehbar und kann auf diese Weise vollkommen luftdicht abgeschlossen werden.

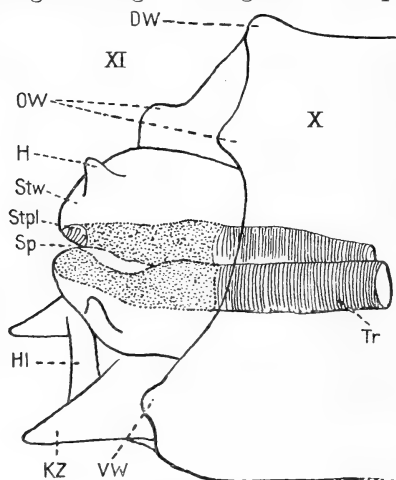


Fig. D.

10. u. 11. Segment von der
Seite. 1:133.

KZ konischer Zapfen.

HI Hautlamelle.

Stw Stigmenwulst.

Stpl Stigmenplatte.

Sp dorsaler Vertikalspalt.

H Horn auf dem Stigmenwulst.

DW, *OW*, *VW* dorsaler, obere, ventrale Wülste des 10. Segments.

Tr Tracheen.

X, *XI* 10. und 11. Segment.

Am Hinterende (Fig. D) sind an der Ventralseite des letzten Segments besonders 2, jederseits nach hinten vorspringende konische Zapfen (*Kz*) auffallend. Zwischen ihnen spannt sich eine Hautlamelle (*HI*) aus, die für die Sprungbewegung von besonderer Bedeutung ist. Die Hinterstigmen erheben sich auf einem im Rückenteile gespaltenen breiten Wulste (*Stw*). An der Innenseite dieses Spaltes liegt jederseits eine Stigmenplatte (*Stpl*), die 3 länglich-

eiförmige Knospen trägt. Dieser ganze als Stigmenträger dienende Wulst ist bis zu einem gewissen Grade einstülpter, so daß sich dann durch Zusammenlegen des dorsalen Spaltes (*Sp*) die Stigmenplatten gegenseitig aneinanderlegen und sich so fest schließen, während sie bei ausgestülptem Wulst bis an die Spitze jeder Spalthälfte sich verschieben. Jederseits an den Spalthälften erhebt sich dorsalwärts ein Höcker (*H*). Das vorletzte Segment zeigt an seinem Hinterrande dorsal in der Mittellinie eine (*DW*), seitlich im oberen Drittel jederseits eine (*OW*) und ventral seitlich nochmals je eine (*VW*) wulstförmige Erhebung. Die beiden ventralen konischen Zapfen, die beiden Höcker des Stigmenträgers und die 5 wulstförmigen Erhebungen am Hinterrande des vorletzten Segments üben bei der Kriechbewegung die bereits geschilderte Funktion von Nachschiebern aus. Alle diese Erhebungen tragen an ihren äußersten Enden 1 oder 2 reine Sinneszapfen.

Nach diesem kurzen morphologischen Überblick wollen wir den Sprungvorgang im einzelnen betrachten. Die auf dem Käse kriechende Made hält in ihrer Bewegung inne. Mit ihrem Kopfe orientiert sie sich fast immer in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen, ist also mit dem Kopf vom Licht weg gerichtet (negativer Phototropismus). Das Hinterende wird kopfwärts bis über die Mitte des Gesamtkörpers vorgenommen, indem dieser sich spannerartig im Bogen emporwölbt. Die Stützung des Tieres übernimmt bei diesem Vorgang der vordere Körperteil. Jetzt befestigt sich die Made mit ihrem Hinterende an der Unterlage, und zwar dienen als Fixierungsorgane die konischen ventralen Zapfen, die jetzt am weitesten kopfwärts liegen, und die beiden Höcker des Stigmenträgers. Das Hinterende ruht also auf 4 Stützen; die Hinterstigmenwulst ist eingezogen, so daß die Stigmenplatten aneinandergepreßt und geschlossen sind. Die Hautlamelle zwischen den beiden konischen Ventralzapfen ist straff wie die Sehne eines Bogens ausgespannt. Nun wird das Vorderende von der Unterlage gelöst und in Richtung auf das Hinterende zu bewegt. Hierbei ziehen sich die Vorderstigmen ein, und schließen sich damit luftdicht ab; gleichzeitig treten die freien Teile der Mundhaken (Fig. B *L'*) weiter aus der Mundöffnung heraus, wobei sich die vorderen Segmente nach hinten ineinander schieben und damit an Volumen zunehmen, so daß sie fast so dick wie die hinteren Segmente werden. Die Mundhaken fassen jetzt von vorn und hinten in die zwischen den konischen Ventralzapfen straff ausgespannte Hautlamelle und haken sich hier

fest. Gleichzeitig stützen sich die vorderen Teile des Kopfes auf die Unterlage, wobei die breiten, vor der Mundöffnung gelegenen Platten, die die Maxillartaster tragen, besonders sich betätigen. Die seitlich und hinter der Mundöffnung liegenden, schmalen Chitinlamellen scheinen beim Einhaken in die Hautlamelle des letzten Segments eine Rolle mit zu spielen. Die Made ist jetzt genügend gestützt, sie geht nun zur Spannung des ganzen, in diesem Augenblick zunächst noch hoch im Bogen gelegten Körpers über. Durch Anspannen der Längsmuskulatur wird der gebogene Körper aneinandergepreßt, so daß im 5. und 6. Segment ein scharfer Knick entsteht. HAYCRAFT sagt hierzu: „The maggot then extends itself and evidently contracts its muscles to the utmost.“ Die freien Enden des Körpers sind durch Mundhaken und Hautlamelle ineinander gehakt, im ganzen Körper herrscht durch den Zug der Längsmuskulatur und außerdem durch die in den Tracheen durch die Ringmuskulatur bei geschlossenen Stigmen eingepreßte Luft ein hoher Spannungszustand. Der Körper ist also sehr schön mit einem elastischen Stabe (KRAUSSE) oder einem unter Überdruck stehendem Schlauche zu vergleichen, der geknickt und mit seinen freien Enden aneinandergepreßt ist. Die Käsemade löst jetzt die 4 Stützen des Hinterendes von der Unterlage ab, das Hinterende wird dabei leicht angehoben und der ganze Körper ruht in diesem Augenblick nur auf dem Kopfende. Die gespannte Lamelle rutscht von den Mundhaken ab, und das Hinterende schnellte von der Unterlage im Bogen empor. Hierbei reißt das Hinterende das Kopfende von der Unterlage mit fort; das Kopfende hat jedoch vorher noch den Rückstoß von der Unterlage und damit das Abschnellen in der Richtung des Vorderendes vermittelt. Das Hinterende als schwereren Teil des Körpers voran, fliegt die Larve im Bogen, einem Geschoß vergleichbar, weg. Das Hinterende trifft meist zuerst wieder auf dem Boden auf, doch ist hier eine Gesetzmäßigkeit nicht genau festzustellen, da die Made sich in der Luft mehrmals überschlagen kann. Das eine jedoch resultiert ständig bei der Sprungbewegung: eine Fortbewegung in Richtung des Kopfes.

Die Dauer dieser gesamten Bewegung ist eine sehr kurze, dementsprechend war die Beobachtung erschwert und erst durch die Beobachtung von vielen Hunderten von Sprüngen konnten diese Ergebnisse gewonnen werden. Im allgemeinen dauerten die Bewegungen vom Verschieben des Hinterendes bis zum Beginn des Spanns 2 Sekunden. Das Spannen selbst dauerte $1\frac{1}{2}$ Sekunden, dann folgt

der Sprung, der je nach der Sprunghöhe und -weite verschiedene Zeiten beanspruchte.

Häufig kommt es vor, daß die Tiere bei dem Vorwärtsschieben des Hinterendes oder der Zurücknahme des Kopfes auf die Seite fallen. Auf trockenen Unterlagen ist das fast die Regel. Zuweilen wird dann die ganze Bewegung nochmals von vorn begonnen, meistens aber führen die Larven ihren Sprung ruhig weiter aus, indem sie auf einer Seite liegen. Das Einhaken und Spannen des Körpers findet genau so wie eben beschrieben statt. Daraus geht hervor, daß das Wesentliche bei dem Sprungakt nicht die Unterstützung auf der Unterlage des Bodens, sondern die inneren Spannungen des Larvenkörpers selbst sind. Die Richtigkeit dieser Behauptung wird auch dadurch bewiesen, daß Larven, die im Wasser sich befinden, also nicht die geringste Unterstützung auf einer Unterlage hatten, den Sprungakt in der gleichen Weise, wie eben beschrieben, ausführten. Der Sprung erfolgt bei Tieren, die auf der Seite liegen, immer nur im flachen Bogen, es bleibt also bei einem Horizontalsprung. Ein wirklicher Hochsprung kann nur ausgeführt werden, wenn das Tier sich richtig vertikal gespannt hat. Außerdem ist auch der Horizontalsprung von seitlich liegenden Tieren niemals sehr weit, da die Rückstoßwirkung des Kopfendes fehlt. Bei im Wasser schwimmenden Larven ist durch den größeren Widerstand des Wassers die ganze Sprungwirkung stark gedämpft.

Es war nun noch die Frage zu prüfen, ob nicht beim Sprungvorgang, besonders beim Anheften an den Unterlagen irgendwelche Drüsen eine Klebfunktion ausüben. Schnitte ergaben zunächst, daß keine derartigen Drüsen an den in Betracht kommenden Organen festzustellen waren. Ebenso zeigten trockene Glasplatten keine besonders charakteristischen Absonderungen auf der Sprungfährte der Käsemade. Gleichfalls nur negative Resultate ergaben sich, wenn man die Tiere auf Gelatineplatten und feuchte Filtrierpapiere brachte, die mit Lackmus oder mit Neutralrot gefärbt waren, um so etwaige alkalische oder saure Reaktionen festzustellen. Niemals trat ein Farbumschlag ein, vielmehr zeigte die Kriech- wie auch Sprungspur der Larven stets die Reaktion, die das Substrat hervorrief, aus der die Käsefliegenlarve herausgenommen war. Damit ist also wohl erwiesen, daß eine eigene Absonderung von Sekreten oder Exkreten durch Hautdrüsen, Mundöffnung, Speicheldrüsen oder After bei dem Anheften vor dem Sprung nicht statthat, sondern daß dieses

Ankleben nur mit Hilfe der Feuchtigkeit des Substrates, in dem die Larve lebt, ausgeführt wird.

Auf meine Beobachtungen über Sprungweiten, Sprunghöhen, Sprunghäufigkeit, zurückgelegte Sprung- und Kriechstrecken, will ich hier nicht näher eingehen. Die Mitteilung KRAUSSE's (6) genügt zu einer Orientierung über diese Verhältnisse vollständig.

Der Sprungakt wird also durch starke Kontraktion der Gesamtmuskulatur des Tieres ausgeführt, wobei die Längsmuskeln einen Zug, die Ringmuskeln einen elastischen Druck, ähnlich wie in einem gasgefüllten Druckschlauch, auf die in den Tracheen bei geschlossenen Stigmen eingepreßte Luft und die Körperflüssigkeit des Tieres ausüben. Der Effekt dieser zweifachen Muskelanspannung wird dadurch erhöht, daß anfangs die Bewegung durch die Verankerung der Mundhaken in die zwischen den konischen Ventralzapfen des Hinterendes ausgespannte Lamelle gehemmt ist. „Der Vorteil, der durch die anfängliche Hemmung gewährt wird, ist ein doppelter: 1. ist nach dem SCHWANN'schen Gesetz die Kraft, mit der die Muskeln sich verkürzen, um so größer, je weniger sie sich verkürzt haben, und 2. wirkt die elastische Spannung merklich schneller, als die willkürliche Zusammenziehung“ (DU BOIS-REYMOND, l. c., p. 124 nach HAYCRAFT). Wir haben es also hier mit einer Effekterhöhung zu tun, die gut mit dem Vorgang zu vergleichen ist, wenn man beim „Schnippen mit den Fingern“ die Fingerspitzen gegen den Daumen preßt, die Muskelkontraktion also zunächst hemmt, und dann plötzlich losläßt.

Wenden wir uns nun der 3. Frage zu: welche Reize können als auslösende Ursache der Sprungbewegung herangezogen werden? Wird ein Stück Käse, das mit Käsefliegenlarven besetzt ist, aus seinem Behälter herausgenommen oder angeschnitten, so beginnen fast regelmäßig die älteren Larven zu springen. Dieser Eigenschaft verdanken die Tiere den Namen „Messerspringer“, den sie in einigen Gegenden Deutschlands führen. Als Ursachen für diese Sprungreaktion könnte man verschiedenes annehmen: Temperaturunterschiede, verstärkte Luftzufuhr oder Luftströmungen, veränderte Feuchtigkeit des Mediums, mechanische oder chemische Reize, veränderte Lichtintensität. Um zu einer einwandfreien Würdigung dieser 6 Faktoren zu kommen, wurde eine große Reihe von Versuchen angestellt, über die wir nur im Auszug kurz berichten können.

Temperaturreize. Käsefliegenmaden im 3. Larvenstadium,

die sich bei Zimmertemperatur von $+18^{\circ}\text{C}$ in diffusem Tageslicht befinden, führen in einer Minute ungefähr 2 Sprünge aus. Eine feste Zahl anzugeben, ist nicht leicht, da das Tier je nach dem, wie es nach dem Sprunge aufgefallen ist, verschieden oft sich zusammenkrümmt und wieder springt. Wird die Temperatur langsam erhöht, indem man das Gefäß, in dem die Larven sich befinden, erwärmt, so tritt lebhafte Bewegung auf, die sich aus Umherkriechen und Springen abwechselnd zusammensetzt. Man kann aber nicht sagen, daß besonders das Springen hier in den Vordergrund träte, sondern beide Bewegungsarten sind beschleunigt und wechseln infolgedessen schneller miteinander ab. Bei Temperaturen über $+30^{\circ}\text{C}$ hinaus tritt im Gegenteil das Springen gegenüber einem hastigen Umherlaufen stark zurück. Bis zur eintretenden Wärmestarre bei ungefähr $+44^{\circ}\text{C}$ sind nur noch vereinzelt Sprünge zu beobachten. Bei langsamer Erniedrigung der Temperatur ausgehend von der Zimmertemperatur $+18^{\circ}\text{C}$ wird die Intensität der Bewegung allmählich herabgesetzt. Die Larven kriechen noch umher, das Springen ist aber fast ganz eingestellt. Das lokomotorische Minimum wird bei $+5^{\circ}\text{C}$ erreicht. Nach diesen Ergebnissen sind also Temperaturreize keinesfalls als die ausschlaggebenden Faktoren für die Auslösung der Sprungbewegung anzusehen.

Man könnte fernerhin Luftströmungen oder veränderte Luftzusammensetzung, besonders veränderte Feuchtigkeit der Luft als Veranlassung für das Springen der Maden ansehen. Um diese Frage zu prüfen, wurden einzelne oder mehrere Käsefliegenlarven in ein luftdicht abgeschlossenes Glasgefäß gesetzt und hier einem konstanten oder intermittierenden Luftstrom ausgesetzt, der durch das Gefäß hindurchgeleitet wurde. Schaltete man die Beeinflussung durch Licht aus, so fand keine besondere Veränderung in der Bewegung oder dem sonstigen Verhalten der Tiere statt. Mit der gleichen Apparatur wurden auch verschiedene Luftgemische geprüft, indem aus dem konstanten Luftstrom einzelne Bestandteile absorbiert wurden. Wurde die Kohlensäure aus der durchgeleiteten Luft mit Kalilauge absorbiert, so zeigt sich in den Bewegungen der Larven beim Springen wie beim Kriechen keine besondere Erscheinung. Ganz anders verhielten sich die Tiere aber bei der Durchleitung von getrockneter Luft. War die Feuchtigkeit der Luft durch Schwefelsäure entfernt, so zeigte sich stets eine Vermehrung der Häufigkeit der Sprünge. Aus der großen Zahl der Versuche soll folgendes typisches Beispiel angeführt werden.

3 Larven im Glasgefäß	Temperatur: + 21° C	Tageslicht abgeblendet durch schwarze Papierumbüllung
Zeit	Anzahl der Sprünge	Luftgemisch mit einer Strömungs- geschwindigkeit von $\frac{1}{2}$ l pro Minute
10 ¹⁰ vorm. bis		
10 ¹⁴ " "	0	gewöhnliche Luft
10 ¹⁵ " "	0	
10 ¹⁶ " "	0	
10 ¹⁷ " "	3	
10 ¹⁸ " "	1	
10 ¹⁹ " "	0	getrocknete Luft, durchgeleitet durch Schwefelsäure
10 ²⁰ " "	2	
10 ²¹ " "	3	
10 ²² " "	4	
10 ²³ " "	2	
10 ²⁴ " "	0	gewöhnliche Luft
10 ²⁵ " "		
10 ³⁰ " "	0	

Dieses Beispiel zeigt also deutlich, wie stark das Springen der Larven durch die trockene Beschaffenheit der Luft beeinflusst wird. Daß es sich nicht etwa hier um eine Reaktion auf die strömende Luft an und für sich handelt, geht klar aus dem sofortigen Aussetzen des Springens hervor, sobald statt der getrockneten Luft gewöhnliche Luft strömte. Das Springen der Larven beim Öffnen einer Käseglocke kann also, abgesehen von anderen, später zu besprechenden Einflüssen, folgendermaßen erklärt werden: unter der Käseglocke besteht ein relativ hoher Grad von Luftfeuchtigkeit, wird jetzt die Glocke geöffnet, so wirkt relativ trocknere Luft ein und löst Sprungreaktion der Larven aus.

Auch sonst zeigt sich der Einfluß der Feuchtigkeit, bzw. Trockenheit deutlich. Bringt man ältere Käsefliegenlarven aus dem feuchten Substrat des Käses auf eine trockne Unterlage, z. B. Tischplatte oder Filtrierpapier, so beginnen sie fast stets zu springen. Es ist hier allerdings der Lichteinfluß von großer Bedeutung. Aber auch wenn das Licht möglichst ganz abgeblendet ist, springen die Tiere und suchen einen Winkel oder Spalt zu erreichen. Eine mechanische Reizung etwa infolge der festeren Unterlage ist nicht anzunehmen; darüber sollten später noch einige Beobachtungen mitgeteilt werden. Also auch hier finde ich die Beeinflussung des Sprungvorgangs durch die Trockenheit. Als ein Widerspruch könnte es erscheinen, daß andererseits, wie eingangs bemerkt, auch Feuchtigkeit den Sprungvorgang auslöst. Stört man die ältesten Larvenstadien, die ganz kurz vor der Verpuppung stehen, in ihrem

Schlupfwinkel, den sie springend erreicht haben, durch Feuchtigkeit auf, so verlassen sie springend ihren feuchten Platz und suchen einen trockenen zu gewinnen. Es gilt dies aber ausschließlich nur für die ganz kurz vor dem Verpuppen stehenden Tiere, etwas jüngere Tiere lassen sich durch Feuchtigkeit nicht vertreiben, bei ihnen wird der Sprungvorgang also nicht durch die Feuchtigkeit beeinflusst. Wieder anders verhalten sich die Larven III, wenn sie im Wasser vollständig eingetaucht sind. Hier tritt stets Sprungreaktion auf, die Tiere meiden also entschieden den Aufenthalt im Wasser, am liebsten ist ihnen ein klebrig flüssiges Substrat, wie es eben der Käse oder auch halbfaulige Fleischreste darstellen.

Mechanische Reizung durch Stoßen mit einem Glasstab oder Drücken mit einer Pinzette lösten niemals Sprungbewegungen allein aus. Stets waren hier kombinierte Reaktionen mit Davonkriechen zu beobachten. Ja manche Individuen stellten auf mechanische Reizung überhaupt vollkommen das Springen ein, sie krochen nur noch umher. Um einen Einblick zu erhalten in die Beeinflussung des Sprungvorgangs durch die Verschiedenartigkeit der Unterlagen, auf denen die Tiere kriechen und springen, ließen wir die Larven auf Glas, glattem und ungehobeltem Holz, glattem, gerauhtem und Sandpapier (Kornstärke 00) springen bzw. kriechen. Es ließ sich hier kein Einfluß der verschiedenen Unterlagen auf das Springen feststellen. Daher nehme ich auch für das oben bemerkte Springen der Larven, die aus Feuchtigkeit auf trockene Unterlagen gebracht wurden, keine mechanische Reizung, sondern nur den veränderten Feuchtigkeitsgrad an.

Auch chemische Reize, die man in Dampfform einwirken läßt, wie z. B. Alkohol, Xylol, Äther, Formaldehyd lösten keine Sprungreaktionen aus, die Larven blieben durch diese Reize völlig unbeeinflusst. Anders verhielten sie sich, wenn man sie in die betreffenden Flüssigkeiten hineinbrachte. Es traten bei allen Flüssigkeiten gleichmäßig Sprungreaktionen auf. Jedoch ist dieses nicht auf den Charakter oder irgendeinen Reiz der betreffenden Flüssigkeit zurückzuführen, vielmehr ist das gleiche Springen auch zu beobachten, wenn man die Larven in destilliertes oder gewöhnliches Wasser bringt. Es handelt sich also hier um eine allgemeine Feuchtigkeitsreaktion, auf die wir bereits oben eingegangen sind. Auf die außerordentliche Lebenszähigkeit der Tiere gegenüber den verschiedensten chemischen Stoffen (Alkohol, Formol, Sublimat usw.) ist von HAYCRAFT (4) und KRAUSSE (6) bereits hingewiesen worden.

Die Beobachtungen dieser Bearbeiter kann ich nur voll und ganz bestätigen.

Auf die Beeinflussung der Käsefliegenlarven durch Lichtreize ist bereits KRAUSSE (6) eingegangen. Er stellte den negativen Phototropismus der Tiere experimentell fest. Hinzufügen kann ich, daß auch künstliches Licht (elektrische Tischlampe) die gleichen Erscheinungen wie das Tageslicht zur Folge hat. Beruht man eine mit Deckel versehene Glasschale zur Hälfte, so daß also der eine Teil verdunkelt ist, so sammeln sich die in die Schale gesetzten Larven teils springend, teils kriechend in kurzer Zeit im verdunkelten Teil der Schale an. Je nach der Stärke des einwirkenden Lichtes ist die Geschwindigkeit der Lichtflucht verschieden. Bei diffusem Tageslicht vergingen 3 Minuten bis die zuerst in den hellen Schalenteil gesetzten Larven (10 Stück) das Dunkel erreicht hatten; bei starkem Sonnenlicht wurde ungefähr die halbe Zeit gebraucht, bei künstlichem Licht einer elektrischen Tischlampe dagegen über das Dreifache (10 Minuten). Auch die Häufigkeit der Sprünge bzw. die Auslösung des Sprungvorgangs und damit das Vorherrschen des Sprunges vor der Kriechbewegung wird unmittelbar vom Licht stark beeinflußt. Hat man Larven im Dunkel gehalten und läßt dann Licht einwirken, so ist nach ungefähr $\frac{1}{2}$ Minute starkes Springen zu bemerken. Zu einem zahlenmäßigen Vergleich wurde folgender Versuch angestellt: 10 ausgewachsene Larven wurden bei Zimmertemperatur ($+18^{\circ}\text{C}$) in einer Glasschale im Dunkeln durch einen schmalen Spalt beobachtet. Sie krochen umher und sprangen nur vereinzelt. Im ganzen wurden in 10 Minuten bei sämtlichen 10 Larven 24 Sprünge gezählt. Es hätte also jede einzelne Larve in 1 Minute 0,24 Sprünge ausgeführt. Jetzt wurde die Schale aus der Verdunkelung genommen und dem diffusen Tageslicht 1 m vom Fenster entfernt ausgesetzt. Nach $\frac{1}{2}$ Minute begann deutliche Sprungreaktion auf den Lichtreiz hin. Es wurden innerhalb 10 Minuten von den 10 Larven 397 Sprünge ausgeführt; also kommt auf jede Larve 3,97 Sprünge in 1 Minute. Daraus ergibt sich das zahlenmäßige Verhältnis: 0,24 Sprünge im Dunkeln zu 3,97 Sprünge im Hellen für 1 Larve und 1 Minute. Es ist also klar ersichtlich, daß hauptsächlich der Lichtreiz den Sprungvorgang der Käsefliegenlarven beeinflußt und hervorruft, daneben hat, wie wir oben gesehen haben, der Einfluß verschiedener Feuchtigkeitsgrade für die Auslösung der Sprungreaktion Bedeutung.

Zusammenfassung.

Abschließend können wir also über unsere Beobachtungen sagen:

1. Das Kriechen der Käsefliegenlarve ist eine alternierende Stoß- und Zugbewegung.

2. Die Fortbewegung des Springens findet sich nicht im Larvenstadium I und II, sondern nur bei Larve III und hier am häufigsten und deutlichsten bei Larven, die einen Tag vor der Verpuppung stehen.

3. Die Larven III zeigen negativen Phototropismus.

4. Als morphologisch wichtige Teile des Larvenkörpers kommen für den Sprungvorgang Kopf- und Hinterende in Betracht, die besondere Differenzierungen zeigen. Diese besonderen Gebilde haben für die Einzelheiten des Sprungvorgangs ausschlaggebende Bedeutung.

5. Der Sprungvorgang setzt sich zusammen aus dem Akt des Zusammenbiegens des Körpers, des Einhakens der beiden Körperenden, des Spannens und Abschnellens. Die Fortbewegung beim Sprung geschieht in Richtung des Kopfes. Das Wesentliche für den Sprung sind die inneren Muskelanspannungen im Larvenkörper, wobei die Längsmuskeln einen Zug, die Ringmuskeln einen Druck ausüben. Der Effekt des Sprunges wird durch die anfängliche Bewegungshemmung erhöht. Eine Klebfunktion durch besondere Sekrete besteht nicht.

6. Als auslösende Reize für den Sprungvorgang wurden experimentell hauptsächlich der Einfluß des Lichtes, in zweiter Linie der Einfluß der Feuchtigkeit festgestellt. Temperaturreize, Luftströmungen, mechanische und chemische Reize haben für das Springen keine Bedeutung.

Literaturverzeichnis.

1. BACHMANN, MAX, Biologische Beobachtungen über die Käsefliege, in: Entomol. Ztschr., Frankfurt a. M., Jg. 31, No. 24—26; Jg. 32, No. 1—8.
2. DU BOIS-REYMOND, R., Physiologie der Bewegung, in: H. WINTERSTEIN, Handb. vergl. Physiol., Vol. 3, 1. Hälfte, Jena 1914.
3. FRITZSCHE, E., Fliegenlarven als Parasiten des Menschen, in: Naturw. Wochenschr. (N. F.), Vol. 19, No. 32, 1920.
4. HAYCRAFT, I. B., Upon the production of rapid voluntary movements, in: Journ. Physiol., Vol. 23, 1898.
5. HEYMONS, R., Die Insekten, in: BREHM's Tierleben, 4. Aufl.
6. KRAUSSE, A. H., Über die Maden der Käsefliege *Piophilæ casei* L., in: Ztschr. wissensch. Insektenbiol., 1909, Vol. 5, p. 394—398.
7. LINDNER, PAUL, Ergänzende Nachträge zur Schädlingsbekämpfung, Fäkalienverwertung, zur Biosfrage und Fettgewinnung, in: Ztschr. techn. Biol., Vol. 8, Heft 1—2, 1920.
8. DE MEIJERE, I. C. H., Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven und -Puppen, in: Zool. Jahrb., Vol. 40, Syst., 1916.
9. STEMPELL, W. u. A. KOCH, Elemente der Tierphysiologie, Jena 1916.
10. TASCHENBERG, E. L., Praktische Insektenkunde. 4. Teil. Die Zweiflügler, Berlin 1880.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Untersuchungen über die Sinnesorgane der Medusen.

Von

Conrad Lehmann (Berlin).

Mit 18 Abbildungen im Text.

Einleitung.

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts war man eifrig bestrebt, bei den Wirbellosen Hörorgane festzustellen. Ein Blick in die vergleichende Anatomie von SIEBOLD aus dem Jahre 1848 zeigt dies sehr gut. Daraus erklärt es sich, daß all die Organe, die sich später als statische herausstellten und über deren Funktion man ja nichts wußte, als „Gehörwerkzeuge“ oder „Otocysten“ beansprucht wurden. Erst im Jahre 1870 bahnte GOLTZ ein Verständnis für jene eigenartigen Störungen an, die FLOURENS 1824 nach dem Durchschneiden der Bogengänge des Labyrinthes in der Bewegung und Haltung von Wirbeltieren beobachtet hatte; denn er erklärte, die Bogengänge seien ein Sinnesorgan für die Erhaltung des Gleichgewichtes. Als einige Jahre danach MACH, BREUER und CRUM-BROWN gleichzeitig die richtige Theorie dieser Erscheinungen gaben, trat in Anlehnung an diese Vorstellungen DELAGE (1887) den sogenannten Gehörorganen der Wirbellosen experimentell näher. Der Erfolg seiner an Cephalopoden und Crustaceen angestellten Versuche läßt sich durch folgende Worte kennzeichnen: „Les otocystes, outre leur fonction auditive, jouent le rôle d'organes régulateurs de la locomotion.“ Dadurch waren die statischen Sinnesorgane in den Vordergrund der Betrachtung gerückt. Im Anschluß an die Forschungen

DELAGES sind dann in den späteren Jahren bei zahlreichen Wirbellosen, nämlich Mollusken, Krebsen, Echinodermen und Polychäten, die sogenannten Otocysten als statische Sinnesorgane erkannt und demgemäß Statocysten genannt worden. Auch für die Ctenophoren suchte VERWORN die Existenz eines derartigen Organes experimentell zu erweisen, so daß es schließlich sehr nahe lag, auch ohne besondere Prüfung die Randkörper der Medusen als eine Art von Statocysten aufzufassen. Schon DELAGE sagte: „C'est chez les Méduses que nous voyons ces organes apparaître pour la première fois. Il ne serait peut-être pas impossible de répéter sur eux mes expériences“. Derartige Nachprüfungen sind aber bisher noch immer nicht in wünschenswertem Grade erfolgt, so daß wir bei diesen Tieren vielfach nur auf Vermutungen angewiesen sind. Da in den zoologischen Lehrbüchern die Randkörper als Gleichgewichtsorgane geführt werden, in der tierphysiologischen Literatur aber noch kein eindeutiges Bild von der Funktion dieser Organe gegeben wird, so leistete ich der Anregung meiner hochverehrten Lehrer, der Herren Geheimrat Prof. HEIDER und Prof v. BUDDENBROCK Folge, die Sinnesorgane der Medusen physiologisch näher zu untersuchen. Bevor ich meine Problemstellung genauer skizziere, soll eine historische Übersicht über die diesen Sinnesorganen zugesprochene Bedeutung gegeben werden.

Historischer Rückblick.

Der erste Forscher, der die Randkörper der Medusen beschrieb, war wohl der Däne O. F. MÜLLER (1779—1784). Er beobachtete sie bei *Aurelia aurita* und deutete sie, da sie am Ende von radial verlaufenden Kanälen liegen, die er für Därme hielt, als ausscheidende Organe (After). „Rätselhafte Körper wurden sie dann zu Beginn des 19. Jahrhunderts von GAEDE und EYSENHARDT genannt; SCHWEIGGER sah sie für junge Medusen an, und ROSENTHAL bezeichnete sie als „Schleim absondernde Organe“. ESCHSCHOLTZ, der den Namen „Randkörper“ prägte, hielt es für wahrscheinlich, daß sie, da sie ein drüsiges Ansehen haben, die Stelle der Leber vertreten. TILESIIUS (1831) schloß sich dieser Ansicht bis zu einem gewissen Grade an; denn nach ihm sind die „Schirmrandbläschen“ Exspirations- und Exkretionsorgane, die in der Nacht sogar „einen matten Phosphorschein aushauchen“. Während OKEN (1835) noch schrieb: „Bei vielen bemerkt man am Rande, in einer Art Becher,

8 Körner wie Drüsen, zu denen ebenfalls ein Gefäß geht, aber deren Bestimmung man noch nicht kennt. Da es gerade ihrer 8 sind, sind sie vielleicht Ansätze zu Rippen wie bei den Rippenquallen“, sprach EHRENBURG ein Jahr später als erster die Randkörper für Sinnesorgane an, indem er dem roten Pigmentfleck auf denselben die Funktion des Auges zuwies. Die folgenden Forscher standen bald vor einer Schwierigkeit. Die Ansicht EHRENBURGS ward von der Mehrzahl der Zoologen angenommen; denn LOWÉN, STEENSTRUP, SARS, QUATREFAGES und DUJARDIN erklärten die an anderen Medusen entdeckten Punkte „von glänzend roter Farbe“ für Augen. Ratlos stand man aber der großen Anzahl von Randkörpern gegenüber, die keine Pigmentflecke haben. Bald fand sich jedoch ein Ausweg! Nachdem SIEBOLD (1841) die Otocysten der Mollusken entdeckt hatte, machte KÖLLIKER (1843) auf die Ähnlichkeit dieser Organe mit den Randkörpern der kraspedoten Medusen aufmerksam und erklärte auch diese und die mit diesen wieder ähnlichen Randkörper der Acraspeden für „Gehörwerkzeuge“. Bald faßte diese Ansicht festen Fuß; das Vorkommen von Gehörorganen bei den Medusen wurde nicht angezweifelt, und was die an den Randkörpern auftretenden Pigmentflecke anbetraf, so tröstete man sich, da man ihren Zweck nicht einsehen konnte, mit den Worten: „Wer wollte sich aber auch anheischig machen, von jedem Pigmentfleck eine spezielle physiologische Deutung zu geben?“ (BERGMANN-LEUCKART). Dem Geiste der damaligen Zeit, in der man sich zu sehr vom Anthropomorphismus und von der Teleologie leiten ließ, entsprach es, daß man sich, da man nun Organe für das Gehör gefunden hatte, auch nach den „Gesichtswerkzeugen“ fragte. BERGMANN-LEUCKART (1855) sagen darüber: „Weit auffallender muß es uns sein, daß wir auch bei den meisten frei beweglichen Seequallen Gebilde vermissen, die man als Gesichtswerkzeuge deuten könnte. Vielleicht indessen, daß bei diesen Tieren der Gehörsinn den mangelnden Gesichtssinn vertritt“. Der erste, der gegen die Deutung als Gehörorgane Einspruch erhob, war wohl GEGENBAUR (1856). Er, der die „sogenannten Randkörper“ schon in „Bläschen mit erdigen Konkretionen, Pigmentflecke (Ocelli) und Randkörper der höheren Medusen“ einteilte, stützte sein Bedenken darauf, daß er „weder Flimmerhaare noch Flimmererscheinungen“ beobachtet habe. Aus diesem Grunde bezeichnete er die Randkörper nur als Sinnesorgane und sagte nichts über ihre spezifische Funktion aus. In den folgenden Jahren herrschte wieder große Verwirrung. Bald

wies man auf die Arbeiten von AGASSIZ und CLARK (1862) hin, nach denen der Krystalsack des Randkörpers ein hoch entwickeltes Fazettenauge sein sollte, bald hielt man an der Deutung als Gehörorgan fest; und HAECKEL versuchte beide Meinungen zu vereinigen, indem er den „zusammengesetzten Sinneskolben“ gleichzeitig optische und akustische Funktion zuschrieb. Von großem Einflusse wurden erst wieder die Untersuchungen von O. u. R. HERTWIG; denn sie wiesen das Flimmerepithel, nach dem Gegenbaur vergeblich gesucht hatte, nach und erklärten, daß „die schwingenden zu den befestigten Otolithen sowohl anatomisch als physiologisch in ein sehr nahes Verhältnis“ treten. Während sie die Pigmentflecke bei den Ocellaten und einem Teil der Acraspeden für Ocellen hielten und für die Richtigkeit ihrer Deutung die Lichtuntersuchungen von ROMANES an SARSIA heranzogen, sprachen sie den Vesiculaten und Trachymedusen Gehörorgane zu. Für die Randkörper der Acraspeden aber nahmen sie, obwohl auch bei ihnen „einige für die Ausbildung eines Gehörorgans günstige Momente gegeben sind“, eine mehr „indifferente Sinnesfunktion“ an und bezeichneten sie daher als „Sinneskörper“. Die aus den vorhergehenden und dem selben Jahre stammenden Arbeiten von EIMER und ROMANES fanden wenig Anklang; denn erstens hatten O. u. R. HERTWIG den Versuch gemacht, es zu rechtfertigen, bei den Medusen von Gehörorganen zu sprechen, und zweitens waren sich EIMER und ROMANES in der Frage nach der Bedeutung der Otocysten nicht ganz einig. ROMANES behauptete, daß „the whole spontaneity of the lithocysts appeared to be exclusively lodged in the minute sac of crystals“; EIMER aber erklärte, „daß den Randkörpern allerdings eine Rolle bei der Anregung der rhythmischen Kontraktionsfähigkeit zugeschrieben werden müßte, wenngleich eine untergeordnete“. Die herrschende Ansicht von der Gehörfunktion der Randkörper wurde erst erschüttert, als DELAGE seine schon erwähnten Studien veröffentlichte und ENGELMANN im selben Jahre Betrachtungen über die Wirkung der Otolithen für die Erhaltung des Gleichgewichtes der Ctenophoren anstellte. Doch im allgemeinen hielt man immer noch an der alten Erklärung fest. Zwei Jahre danach schrieb LUBBOCK, der der Ansicht war, daß bei den niederen Tieren „manche Organe als Gehörorgane beschrieben sind auf Gründe hin, die nicht weniger als ausreichend sind“, daß manche der Randkörper Hör- und andere Sehorgane seien. 1891 ist noch in dem Buche „die Sinne und die Sinnesorgane der niederen Tiere“ von E. JOURDAN zu lesen: „Diese Auffassung

(als Gehörorgane) wird teilweise bestätigt durch die Verbindungen, welche man zwischen jenen Bläschen und dem Nervensystem der betreffenden Medusen aufgefunden hat“. Nachdem VERWORN im selben Jahre zu dem Ergebnis kam, daß durch seine Versuche der experimentelle Nachweis für die Richtigkeit der Ansicht ENGELMANNs erbracht sei, dem Otolithenorgane der Ctenophoren komme die Funktion des Gleichgewichtes zu und er daher für den Namen Otolith die Bezeichnung „Statolith“ einföhrte, wandte man sich immer mehr der Meinung zu, die Randkörper der Medusen seien auch statische Organe. Wohl meinte NAGEL (1894) noch, der statische Sinn schließe nicht die Wahrnehmung von Erschütterungswellen aus, da beide Funktionen nebeneinander bestehen könnten, doch schon GEGENBAUR wandte sich 1898 gegen die Gehörfunktion mit den Worten: „... ob diese Organe (Medusen, Ctenophoren) zur Wahrnehmung von Schallschwingungen dienen, ist in hohem Grade zweifelhaft, so daß die Vorstellung, es lägen hier dem Organismus die jeweiligen statischen Zustände des Körpers zur Perzeption bringende Organe vor, gewiß berechtigt ist“. Während 1900 in „A Treatise of Zoology“ by RAY LANCESTER wieder zu lesen war: „... Tentaculocysts, which are apparently tentacles modified for the better perception of auditory vibrations“, sprachen sich BERGER (1900) und BONNIER für die statische Funktion aus. Letzterer prägte schon 1893 für die Otolithen den Ausdruck „periphere Organe des Raumsinnes“ und äußerte sich 1900 in „L'orientation“ über die Funktion derselben folgendermaßen: „Par eux l'animal perçoit subjectivement et directement ses attitudes et ses variations d'attitudes, c'est à dire ses propres mouvements passifs ou actifs, avec leur direction et leur vitesse; c'est donc l'orientation subjective directe, ainsi que j'ai nommé cette aptitude sensorielle fondamentale de la motricité appropriée, volontaire, et de l'équilibration en particulier“.

In den ersten 10 Jahren des neuen Jahrhunderts erschienen dann einige sehr beachtenswerte, leider aber zu wenig gewürdigte physiologische Arbeiten. v. UEXKÜLL wies 1901 darauf hin, daß die Randkörper als „Rezeptionsorgane für mechanische Reize“ die Aufgabe haben, die für die Muskelkontraktionen notwendigen Erregungen des Nervennetzes hervorzurufen. 3 Jahre später veröffentlichte MURBACH seine so wichtigen Versuche, die ihn zu der Behauptung veranlaßten, bei der Hydromeduse *Gonionemus* könne von einer statischen Funktion der Randbläschen keine Rede sein. BETHE

wies 1910 schließlich noch darauf hin, daß man für manche Medusenarten wohl Gleichgewichtsorgane annehmen kann, da sie sich eine passive Veränderung ihrer Lage zum Horizonte nicht gefallen lassen, sondern sich durch aktive Glockenbewegungen wieder in die Normallage bringen, daß sich aber die meisten Medusen der passiven Rückdrehung überlassen. All diese Arbeiten verhallten jedoch fast spurlos; denn DEEGENER schrieb 1912: „Am Glockenrande der Medusen treten Sinnesorgane auf, „wie sie der Polyp weder besitzt noch nötig hat, die als Augen oder statische Organe entwickelt sind, d. h. als Organe, welche das im Wasser schwebende Tier über seine Lage im Raum orientieren und es ‚oben und unten‘ unterscheiden lassen“, und BOAS sprach 1913 in seinem Lehrbuche der Zoologie sogar noch von „Gehörwerkzeugen!“ Nur MAAS (1912) und KÜHN (1914) erklärten, daß die Frage nach der Funktion der Randkörper noch nicht spruchreif sei. Ersterer meinte, bei den Hydromedusen könne der Gleichgewichtssinn schon deswegen nicht ausschließlich in solchen Kolben oder Cysten liegen, weil es eine ganze Anzahl von Familien gibt, die keine Randkörper haben und dennoch ebensogut schwimmen und im Gleichgewicht bleiben, und letzterer gab wohl zu, daß die Ähnlichkeit in der Einrichtung der betreffenden Medusenorgane mit den statischen Organen höherer Tiere so groß und ihre Wirkung in demselben Sinne so naheliegend ist, „daß die Annahme, daß es sich hier auch in der Tat um statische Organe handelt, durchaus zulässig erscheint“, machte aber vor allem darauf aufmerksam, daß die Rolle, die die von diesen Sinnesorganen gelieferten Erregungen im Leben der Qualle spielen, noch nicht experimentell festgestellt sei und schlug daher vor, für „statisches“ Organ die Bezeichnung „Schweresinnesorgan“ zu gebrauchen. Doch auch diese Worte verklangen; denn im Lehrbuch der Zoologie von R. HERTWIG (1916) ist zu lesen: „Funktionell sind die Statocysten als Balance-Sinnesorgan zu deuten“ und in dem von CLAUS-GROBBEN (1917): „Die Randkörper sind entweder Ocellen oder statische Organe“. Nicht unerwähnt möchte ich es lassen, daß HARTLAUB (1914) im Hinblick auf die Sinneskolben von *Cyanea* von einer eigenartigen Kombination von Augen und Gehörorganen spricht, und daß im Lehrbuche von SCHMEIL (1916) bei einer Beschreibung von *Aurelia* noch steht: „Letztere (die Randkolben) vermitteln Gesichts- und vielleicht auch Gehöreindrücke!“

Problemstellung.

Schon GEGENBAUR wies 1856 darauf hin, daß bei den „niederen Quallenformen“ zwischen den Randkörpern und den Pigmentflecken „ein sich gegenseitig ausschließendes Verhalten zu bestehen scheint“. Eingehende systematische Untersuchungen zeigten dann, daß statische und Lichtsinnesorgane bei den Hydromedusen nur sehr selten zusammen vorkommen, und daß im allgemeinen bei den Anthomedusen nur Ocellen und bei den Lepto- und Trachymedusen nur Schwere-sinnesorgane anzutreffen sind. Dem Vikariieren dieser beiden Organe wandte ich mein besonderes Interesse zu; denn nur physiologische Studien konnten über die Raumorientierung, die ja nach der geläufigen Ansicht durch die Randkörper gewährleistet sein sollte, Klarheit bringen. Meine Aufgabe war es daher, den Versuch zu machen, die Funktion der Randkörper und die der Augenflecke zu analysieren. Leider bot sich mir kein günstiges Leptomedusenmaterial, so daß ich die Bedeutung der Randkörper nur an den Scyphomedusen *Chrysaora hysoscella* und *Cyanea capillata* untersuchen konnte. Nichtsdestoweniger hoffe ich, durch die folgenden Ausführungen die Frage nach der Bedeutung der Sinnesorgane der Medusen ein wenig klären zu können.

Morphologische Bemerkungen über die Randkörper (Sinneskörper).

Die Sinneskörper der Discomedusen sind Fortsatzbildungen des Schirmrandes, die in Ausbuchtungen desselben liegen und von den Sinneslappen (Ephyralappen) seitlich begrenzt werden. Das distale Ende der Randkolben, in die sich ein Gastralgefäß fortsetzt, ist durch die entodermale Bildung zahlreicher Konkreme von Calciumsulfat zu dem sogenannten Kristallsack oder Statolith umgebildet (Fig. A). Jeder von den 8 Randkörpern besitzt an seiner Basis in der Tiefe der Epidermis eine starke Anhäufung von Nervenfasern, die sich auch peripher auf den Randkörper ausdehnen, indem sie an die hohen basalen Zylinderzellen, die auf ihrer Oberfläche Flimmerhärchen tragen, herantreten. Da die Bauverhältnisse der Randlappen von *Cyanea* eigentümlich und wahrscheinlich ursprünglich sind, so soll auf dieselben in Anlehnung an EIMER noch hingewiesen werden. Betrachtet man einen Randlappen von *Cyanea capillata* in der Flächenansicht von außen, so sieht man ihn durch

einen tiefgehenden radiären Einschnitt in zwei Flügel getrennt. Während der Einschnitt in seinem unteren Teile frei liegt, ist er oben von einem hohlziegelartigen Dächlein (Deckplatte) überbrückt.

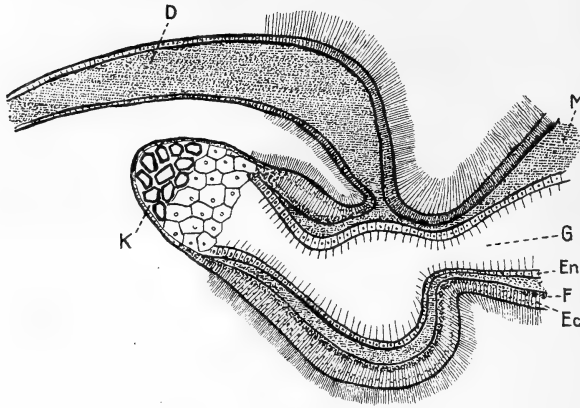


Fig. A.

Randkörper von *Aurelia aurita* (nach CLAUS-GROBBEN, 1917).

D Deckplatte. *En* Entoderm. *Ec* Ektoderm mit der basal liegenden Schicht von Nervenfasern (*F*). *G* Gastralgefäß. *K* Statholithenkrystalle. *M* Mesenchym.

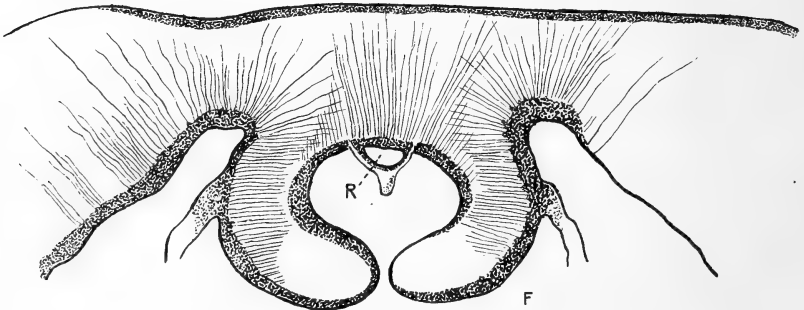


Fig. B.

Querschnitt durch den Randlappen von *Cyanea capillata* etwas unterhalb des Randkörperrohres (nach EIMER).

R Randkörperrohr (quer durchschnitten). *F* Falltüren (Sinneslappen).

Indem sich die getrennten Sinneslappen unter der Deckplatte nach aufwärts fortsetzen und sich übereinander schlagen, bilden sie mit derselben einen röhrenförmigen Raum (Fig. B), der bei oraler An-

sicht etwa wie durch zwei Flügel einer Tür geschlossen wird. In diesem Gebilde, das sich während der Kontraktion nicht falten und in der Lage verschieben kann, sondern starr ist, liegt der Randkörper.

I. Die Funktion der Randkörper.

1. Die Randkörper als Gleichgewichtsorgane.

Bei den Untersuchungen über die Funktion der Randkörper versuchte ich zunächst Aufschluß über die Bedeutung derselben für

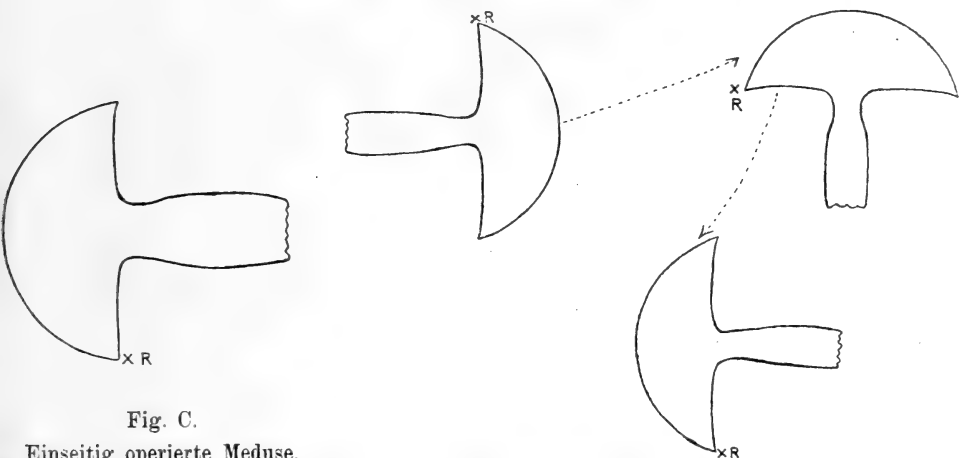


Fig. C.

Einseitig operierte Meduse.

R Randkörper noch vorhanden.

Fig. D. Einseitig operierte Meduse.

R Randkörper noch vorhanden.

die Erhaltung des Gleichgewichtes zu erlangen. Aus diesem Grunde wurden Exstirpationen der Randkörper vorgenommen und das Verhalten der Tiere beobachtet. Während ich bei meinen ersten Versuchen den ganzen Sinneskolben fortschnitt, legte ich später Wert darauf, vor allem nur den Statolithen zu entfernen, um das am Grunde des Sinneskolbens gelegene Sinnesepithel möglichst wenig zu verletzen. Ein prinzipieller Unterschied im Benehmen der verschieden operierten Tiere war jedoch nicht zu verzeichnen. Die Beobachtung eines Tieres, dem vier nebeneinander liegende Randkörper entfernt waren, das also gewissermaßen einseitig exstirpiert war, ergab folgendes Bild: Das Tier benahm sich zunächst wie ein normales; denn es schwebte an der Wasseroberfläche oder schwamm

im Aquarium umher. Hierbei zeigte es sich jedoch, daß beim Schwimmen in der Horizontalebene — ich bezeichne damit die Schwimmrichtung, bei der sich die Hauptachse des Tieres in horizontaler Richtung fortbewegte — die Medianebene, die die operierte von der nicht operierten Seite trennte, fast stets horizontal gestellt war, die vier noch vorhandenen Randkörper somit in der unteren Glockenhälfte lagen (Fig. C). Wurde das Tier um 180 Grad gedreht, so schwamm es zunächst nach oben (Fig. D), erreichte die Normallage mit vertikaler Hauptachse, d. h. die Stellung, bei der die Exumbrella nach oben und die Subumbrella nach unten gerichtet ist, und drehte sich über diese hinaus in die der ursprünglichen entgegengesetzte horizontale Schwimmrichtung. Der Erfolg war der, daß die Randkörper wieder in der unteren Glockenhälfte lagen. Stand aber zufällig einmal beim Schwimmen in der Horizontalebene die Medianebene, die operierte und nicht operierte Seite trennte, vertikal, so beschrieb das Tier in der Horizontalebene um die Seite mit den Randkörpern gewissermaßen als Mittelpunkt einen Kreis. All diese Erscheinungen, die sowohl bei *Chrysaora* als auch bei *Cyanea* beobachtet wurden, traten auch ein, wenn die Tiere nur noch einen Randkörper hatten. In diesem Falle wurde sogar einmal beobachtet, daß ein Tier, das in der Horizontalebene schwamm, völlig umkippte, so daß es umgekehrt orientiert war, die Exumbrella also nach unten zeigte.

All diese Ergebnisse erinnern vollkommen an die Erscheinungen, die *Pterotrachea* nach einseitiger Exstirpation ihrer Statocysten zeigt. Hier tritt nach den Angaben von TSCHACHOTIN ein Rollen und Krümmen um die Längsachse nach der unoperierten Seite ein. Diese Tatsache ist jedoch nicht geeignet, auf Grund eines Analogieschlusses die Funktion der Randkörper der Medusen der der Statocysten von *Pterotrachea* gleich zu setzen. Der Ausfall der beschriebenen Medusenexperimente zeigt nur, daß die Medusen in der physiologischen Gleichgewichtslage ein „symmetrisches Erregungsgleichgewicht“ besitzen. Weil dasselbe durch einseitige Exstirpationen gestört wird, so folgt, daß beim normalen Tiere die Erregung, die die eine Hälfte der Randkörper zum Nervensysteme schickt, der Erregung der anderen Hälfte gleich sein muß. Damit ist aber noch keine Erkenntnis für oder wider die Gleichgewichtsfunktion der Sinneskörper gewonnen; denn das symmetrische Erregungsgleichgewicht wird bei einseitiger Exstirpation sowohl bei statischen Organen als auch bei einfachen Erregungsorganen gestört. Daß die

Verhältnisse bei den Medusen aber anders liegen mußten als bei *Pterotrachea* ergab sich daraus, daß es diesem Tiere nach einseitiger Exstirpation nicht mehr möglich war, in seine Normallage zurückzukehren, sondern daß es stets, auch wenn es ermüdet auf den Boden des Gefäßes fiel, seine kreisförmigen Bewegungen fortsetzte, während eine Meduse, sobald sie ihre Kontraktionen einstellte, ihre Normallage erreichte, also mit der Exumbrella nach oben gerichtet, schwebte. Dabei war es ganz gleichgültig, wie das Tier vorher orientiert war, ob es in schräger Richtung aufwärts oder abwärts schwamm, ob es sich in der Horizontalebene bewegte oder vollkommen umgekehrt orientiert war, immer erfolgte eine passive Rückdrehung, bei der stets die Normallage erreicht wurde, wenn nicht vorher wieder Kontraktionen einsetzten. Auch die Tatsache, daß Tiere, die — wie geschildert — mit der Glockenhälfte, die den noch vorhandenen Sinneskolben trug, nach unten orientiert in der Horizontalebene schwammen, im allgemeinen nicht völlig umkippten und keine in der Vertikalebene gelegene Kreisbewegung beschrieben, wie sie es in der Horizontalebene vollführten, wenn der Randkörper in dieser Ebene lag, ließ darauf schließen, daß bei der Gleichgewichtseinstellung der Medusen ein im Gesamtkörperbau der Tiere gegebenes Moment eine wichtige Rolle spielt. Daß dies wirklich der Fall ist, sollen die weiteren Versuche zeigen, bei denen nicht nur ein Teil sondern alle Randkörper entfernt wurden. Nach den Ergebnissen, die von den sonstigen mit Statocysten versehenen Tieren bekannt sind, hätte bei der Exstirpation aller das Gleichgewicht regulierender Organe eine vollkommene Desorientierung eintreten müssen. Nimmt man diese Operation an Medusen vor, so ist man erstaunt, daß keinerlei Störungen der Raumorientierung zu bemerken sind; denn die Tiere benehmen sich mit Bezug auf ihre Orientierung bedeutend normaler als „einseitig“ operierte Tiere. Während bei *Pterotrachea* nach Entfernung beider Statocysten völlige Desorientierung eintritt, das Tier „schwimmt mit der Flosse nach unten, macht echte Purzelbäume, steht auf dem Kopfe, rollt bald in einer, bald in anderer Richtung“, und während *Penaeus*, bei dem im Gegensatz zu den meisten anderen Krebsen die Augen bei der Raumorientierung nicht mitwirken, sich auch völlig desorientiert zeigt, tritt ein solches Verhalten bei den Medusen nicht ein. Im Gegenteil, die Tiere bewegen sich, wenn sie herumschwimmen, völlig normal. In der Hauptsache schweben sie jedoch unbeweglich in vertikaler Richtung, da bei ihnen — wie später ausgeführt

werden soll — die Anzahl der Muskelkontraktionen sehr herabgesetzt ist und zwischen den einzelnen Kontraktionen somit längere Pausen vorhanden sind. An diesen Objekten ist daher die passive Rückdrehung besonders großartig zu beobachten. Zur Ergänzung sei noch hinzugefügt, daß auch Tiere ohne Randkörper, die aus der Normallage um 180 Grad gedreht werden, so daß sie umgekehrt orientiert sind, nach einiger Zeit wieder in ihrer Normallage mit vertikaler Hauptachse anzutreffen sind. Auch eine kleine *Chrysaora*, der ein breiter Streifen des Randes abgeschnitten wurde, so daß dem Tier auch die Ringmuskulatur fehlte, schwebte in der Normallage umher, stieg etwas und sank dann ganz allmählich, indem sie sich ein wenig hin und her bewegte, in „aufrechter Stellung“ zu Boden. So wurde sie auch noch nach $\frac{3}{4}$ Stunden angetroffen. Als sie nun umgekehrt orientiert wurde, drehte sie sich wieder passiv in ihre Normallage zurück. All dies beweist, daß der bedeutendste Faktor für die Gleichgewichtseinstellung der Medusen in der Verteilung der Körpersubstanz nach ihrem spezifischen Gewichte beruht; d. h. die Medusen schwimmen im stabilen Gleichgewicht.

Bevor ich darauf näher eingehe, soll jedoch die Frage, ob die Randkörper trotzdem Gleichgewichtsfunktion haben, völlig geklärt werden. Da ganz allgemein Tiere, die im stabilen Gleichgewichte schwimmen, niemals Statocysten haben, so ist es aus dieser theoretisch biologischen Erwägung schon unwahrscheinlich, daß die Medusen statische Organe besitzen. Trotzdem soll noch die Möglichkeit erörtert werden, ob bei den Medusen eine „doppelte Sicherung“ vorhanden ist. Wie bei den Mysideen Statocystenreflex, Lichttrückenreflex und der sog. allgemeine Lagereflex bei der Raumorientierung zusammenwirken, so könnten bei den Medusen Randkörper und Verteilung des Körpergewichts zusammen an der Erhaltung des Gleichgewichts beteiligt sein. Wenn dies der Fall wäre, müßte man die Funktion der Gleichgewichtsorgane am besten beobachten können, sobald die Meduse durch äußere Umstände in eine Lage gebracht wird, in der die Körperachsen zur Reizrichtung der Schwerkraft geneigt sind. Während die einfachen Erregungsorgane bei jeder beliebigen Stellung im Raum stets die gleiche Wirkung ausüben, das symmetrische Erregungsgleichgewicht somit in jeder Raumlage vorhanden ist, üben die statischen Organe aber je nach der Lage im Raume eine quantitativ verschiedene Wirkung aus. Ein von diesem Gesichtspunkte aus angestelltes Experiment will ich nicht

unerwähnt lassen, da dasselbe ein wichtiges Resultat ergeben hat. Um die Wirkung von Mundlappen und Tentakeln auszuschalten, wurden diese einer Meduse abgeschnitten und das Tier mittels zweier gebogener Drähte, die von der Oralseite her durch die Gallerte gestoßen wurden, in schräger Lage aufgehängt. Nach Beseitigung gewisser Störungen zeigte es sich, daß die unteren Randlappen ein klein wenig stärker schlugen als die oberen. Nach den bisher üblichen Vorstellungen hätte man in diesem Verhalten eine Stütze für die Gleichgewichtsfunktion der Sinneskörper sehen können; denn stärkere Kontraktionen sollten ja einen stärkeren Rückstoß des Wassers bedingen. Dadurch sollte der stärker arbeitende Teil des Mantelrandes in die Höhe getrieben werden, so daß das Tier in die Normallage gebracht wurde. Nach meinen Feststellungen, die ich nachträglich in der Literatur schon angedeutet fand, verhält sich das Tier aber gerade entgegengesetzt; denn es wendet sich stets nach der Seite, an der die stärksten Kontraktionen erfolgen. Man kann dies, was ich betonen möchte, nicht nur an operierten Tieren, sondern auch an völlig normalen Tieren beobachten. Aus diesem Grunde müßten, sobald sich ein normales Tier in Schiefstellung befindet, die Randlappen der nach oben gerichteten Seite stärker schlagen, und an einem einseitig operierten Tiere müßte sich je nach der Stellung im Raume auch ein Unterschied in der Stärke der Kontraktionen und des dadurch bedingten Einschlagens der Randlappen beobachten lassen. Diese Überlegung zeigt, daß die Reaktionsweise des in schräger Lage aufgehängten normalen Tieres, bei dem die unteren Randlappen ein wenig stärker schlugen, durchaus nicht geeignet war, die Meduse sofort wieder in die Normallage zu bringen. Als dieses Tier um 180 Grad gedreht wurde, schlugen die jetzt oberen Randlappen stärker. Das Ergebnis zeigt also, daß bei den Medusen keinerlei kompensatorische Reflexbewegungen vorhanden sind; denn die betreffenden Randlappen, die bei genauem Vergleich mit den anderen ein wenig stärker ausgebildet zu sein schienen als diese, schlugen — unabhängig von ihrer Stellung im Raume — stets ein klein wenig stärker.

Doch nicht nur das Studium operierter und fixierter normaler Tiere, sondern auch das herumschwimmender normaler Tiere ergibt ein weiteres schwerwiegendes Argument gegen die Funktion der Randkörper als Gleichgewichtsorgane. Schon BRANDT schreibt: „Die Beschaffenheit des Elementes, worin die Schirmquallen leben,

wirkt aber überaus mächtig auf ihre selbständigen Bewegungen ein. Mehr oder weniger starke Strömungen des Wassers, selbst leichtere Wellen und Winde vermögen sie nicht zu überwinden, und sie können, wenn diese äußeren Einflüsse auf sie wirken, sich nicht mehr durch eigene Kraft vorwärts bringen, sondern müssen sich ihnen ganz anvertrauen. . . . Ihre Bewegungen sind dann mehr passive. Die Tiere halten sich in diesem Falle nur in einer Lage, welche das Forttreiben in ihrem flüssigen Element begünstigt. Der Schirm wendet dann seine Konvexität meist nach oben, so daß sich dieselbe nur zum geringen Teile aus dem Wasser befindet. Gewöhnlich neigen sie sich dabei mehr oder weniger zur Seite. . . .“ Während sonst die Statocysten jede Abweichung des Tieres von seiner Normallage zur Schwerkraft regulieren, schweben die Medusen nach diesen Beobachtungen in einer zur Schwerkraft-richtung geneigten Ebene dahin. Auch bei im Aquarium gehaltenen Tieren merkt man weder bei *Chrysaora* noch bei *Cyanea* etwas von einem „Drehreflex“; denn die Tiere schweben nicht nur in ihrer Normallage, sondern bewegen sich in allen möglichen Richtungen durch das Wasser. Bald sieht man sie in der Horizontalebene schwimmen, bald beschreiben sie Kurven, ja sogar Kreise oder bewegen sich in einer zur Vertikalen geneigten Ebene. Wohl sind diese letzten Beobachtungen — wie ich später ausführen werde — sehr vorsichtig aufzunehmen; doch alle Einwände mit Bezug auf die experimentellen Bedingungen können nicht die Tatsache entkräften, daß man an diesen in den verschiedenen Richtungen sich bewegenden Tieren nie eine Abhängigkeit des Einschlagens der Randlappen von der derzeitigen Stellung des Tieres im Raume bemerkt, und daß die Tiere durch spontane Richtungsänderung vielfach Bewegungen ausführen, durch die sie der Gleichgewichtslage eher entfernt als genähert werden.

Eines der stärksten Momente jedoch, das gegen die Statocysten-hypothese spricht, ist die Beobachtung der Bewegung von Ephyren von *Cyanea*. Dieselben bewegen sich nämlich niemals genau in der Richtung der vertikalen Hauptachse, sondern weichen bei jeder Kontraktion von derselben ab. Sobald zwischen den einzelnen Kontraktionen aber eine kleine Pause eintritt, erfolgt die passive Rückdrehung in die Normallage mit vertikaler Hauptachse.

Man legt sich bei diesen Ergebnissen, welche zeigen, daß die Raumorientierung der untersuchten Scyphomedusen von den Randkörpern unabhängig ist, unwillkürlich die Frage vor, wie hat man

sich bisher die Orientierung der übrigen Medusen gedacht? Von den Hydromedusen sollten sich nach der Gleichgewichtshypothese die Vesiculaten mit Hilfe der Randbläschen orientieren. Im Hinblick auf die Exstirpationen der Randbläschen von *Gonionemus* durch MURBACH kam MANGOLD 1914 aber zu dem Schlusse, daß die mit Randbläschen ausgestatteten Medusen „ihre Orientierung im Raume in der gleichen, uns freilich im einzelnen nicht bekannten Weise, wie die dieser Organe entbehrenden ocellaten Hydromedusen aufrecht erhalten“. Dies war ein Eingeständnis, aus dem hervorging, daß es auch aus den bisher vorliegenden Untersuchungen unmöglich war, für die Ocellaten ein spezifisches Raumsinnesorgan anzugeben. Durch später näher zu beschreibende Versuche mit *Leuckartiara pileata* stellte ich fest, daß für diese Anthomeduse das Licht einen gewissen Einfluß auf ihre Orientierung hat; daß die Tiere bei Belichtung von unten aber nicht fähig sind, sich in den Weg der Lichtstrahlen einzustellen. Damit zeigte ich, daß nicht nur bei den Scyphomedusen, sondern auch bei den Anthomedusen eine durch das spezifische Gewicht bedingte, also stabile Gleichgewichtseinstellung vorhanden ist. In diesem Zusammenhange möchte ich auch noch darauf hinweisen, daß man seltsamerweise bei der Erklärung der Gleichgewichtserhaltung der Scyphomedusen, die sich ja durch die Sinneskolben orientieren sollten, nie auf die Orientierung der *Tesseridae* eingegangen ist. Für *Tessera* und *Tesserantha* konnte man nämlich keinerlei Raumsinnesorgane angeben und diskutierte die Art der Raumorientierung dieser Tiere daher garnicht.

Aus all diesen Erörterungen geht somit nicht nur hervor, daß die Randkörper von *Chrysaora* und *Cyanea* keine statischen Sinnesorgane sind, sondern daß dies wahrscheinlich allgemein für die Medusen gilt. Wenn BETHE auch meint, „es läßt sich in der Tat für manche Arten wahrscheinlich machen, daß sie ein Gleichgewichtsorgan besitzen“, so kann ich ihm auf Grund der dafür angeführten Momente nicht zustimmen. Nach ihm müßte man nicht nur für *Carmarina hastata* (*Geryonia proboscidalis*), die sich eine passive Veränderung ihrer Lage zum Horizonte nicht gefallen lassen soll, sondern sich sehr schnell durch aktive Glockenbewegungen wieder in die Normallage bringt, Gleichgewichtsorgane annehmen, sondern auch für all die Formen, die — aus der Normallage gebracht — ihre Kontraktionen einstellen und sich der passiven Rückdrehung überlassen. Es scheint mir diese Annahme nach den bisher vorliegenden

Beobachtungen nicht ohne weiteres zwingend; denn theoretisch ist es nicht nötig, daß die Gleichgewichtsempfindung an die Randkörper geknüpft ist. Denkt man nämlich an die geotropische Reaktion der Aktinie *Cerianthus* und an den sog. „allgemeinen Lagereflex“ bei einigen Krebsen, so sieht man, daß es in der Tat statische Reflexe gibt, die nicht von einem spezifischen Sinnesorgane abhängen. BETHE weist schließlich auch noch auf *Solmaris flavescens* (*Aegineta flavescens*) hin, die ein veränderliches spezifisches Gewicht besitzt

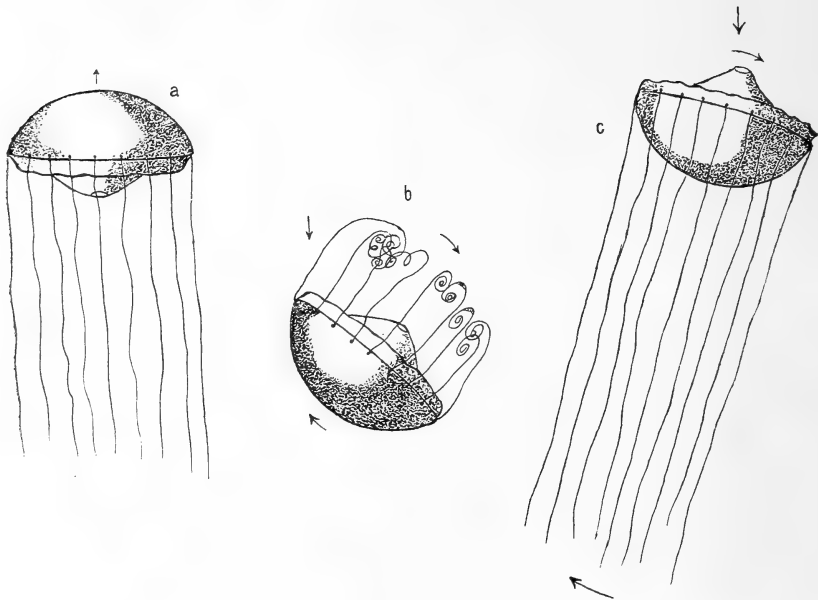


Fig. E.

Umdrehreaktion von *Solmaris flavescens* (nach BETHE).

a Normallage. b Tier ist spezifisch schwerer als Seewasser.

c Tier ist spezifisch leichter als Seewasser.

und dementsprechend bei der Abweichung aus der Normallage Verschiedenheiten bei der Umdrehung zeigt, „je nachdem das Tier schwerer oder leichter als das umgebende Medium ist“, und er meint, diese Reaktionsweise deute darauf hin, „daß ein spezifisches Gleichgewichtsorgan vorhanden ist, welches die zur passiven Drehung notwendigen Änderungen der Tentakelhaltung auslöst (Fig. E). Es muß sich aber auch, sagt BETHE, mit dem Wechsel des spezifischen Gewichts der ganze Reaktionsmechanismus auf den von eben diesem Rezeptionsorgan zugeleiteten Reiz ändern.“ Diese ganze Annahme

scheint mir nicht zwingend; denn BETHE erklärt selbst, „daß dies nicht in prompter Weise geschieht, konnte ich verschiedentlich beobachten. (Die Bedingungen für das Auftreten abnormer, d. h. für den augenblicklichen Zustand unzuweckmäßiger Umdrehstellungen sind noch genauer zu untersuchen).“ Auch die Skizze, die A. G. MAYER in: „Medusae of the World“ von *Solmaris flavescens* gibt, und die mit dem Zusatz versehen ist: „from life by the author“, spricht gegen die Annahme von Gleichgewichtsorganen; denn das Tier bewegt sich durchaus nicht in seiner Normallage mit vertikaler Hauptachse, sondern schwimmt schräg nach unten (Fig. F). Auf jeden Fall ist, so lange uns eingehende neue Forschungen nicht eines anderen belehren, kein Grund vorhanden, für die Randkörper von *Solmaris flavescens* eine statische Funktion anzunehmen; denn die Untersuchungen von MURBACH haben ja gezeigt, daß selbst bei der für Medusen so abberanten Lebensweise, wie sie *Gonionemus murbachii* führt, die Randkörper keine Statocysten sind.

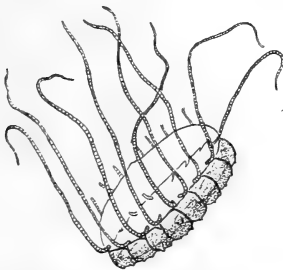


Fig. F. *Solmaris flavescens* (nach A. G. MAYER).

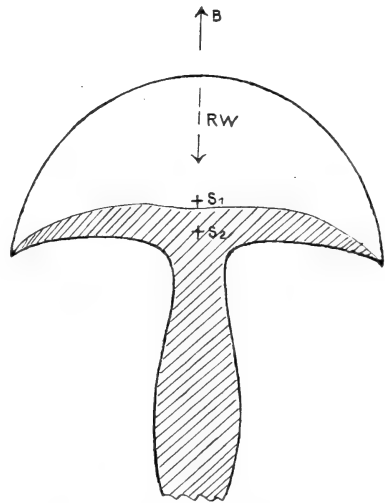


Fig. G (nach BETHE).

B Bewegungsrichtung.
RW Resultante der Widerstände.
*S*₁ Schwerpunkt der verdrängten Wassermasse.
*S*₂ Schwerpunkt des Systems.
 Schraffiert sind die spezifisch schweren Teile.

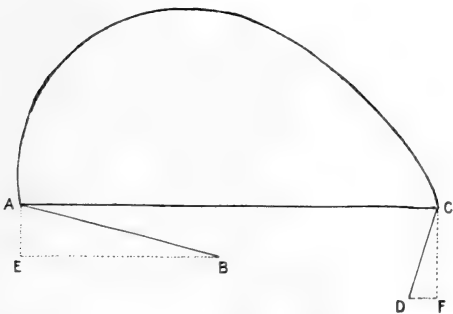


Fig. H. Einseitig operierte Meduse. *A* Randkörper sind vorhanden. *C* Randkörper fehlen.

Wirft man nun die Frage auf, wie die Verteilung der Körpermasse bei den Medusen ist, damit die mechanische Erhaltung des Gleichgewichts gewährleistet wird, so ist zunächst darauf hinzuweisen — was vor allem BETHE betont hat —, daß das Manubrium und die Subumbrella spezifisch schwerer sind als die Gallerte der Exumbrella. Denkt man daran, daß die Gallerte vielfach im zentralen Teil des Schirmes, wie es CLAUS in einer Beschreibung von *Chrysaora* schon angibt, eine bedeutende Dicke erreicht, und daß KRUCKENBERG bei craspedoten Medusen des Triester Golfes 95,34 bis 96,3 % Wasser gefunden hat, so sieht man ein, daß eine ganz geringe Erhöhung des spezifischen Gewichtes der Subumbrella genügt, um automatisch die Gleichgewichtslage zu erhalten (Fig. G). Erhöht wird die Stabilität der Normallage noch durch das hinzukommende Gewicht des Manubriums und der Tentakeln und durch die Tatsache, daß ein Körper beim Fallen um so schneller die konstante Gleichgewichtslage einnimmt, „je geringer der Unterschied im spezifischen Gewicht zwischen dem Körper und dem Widerstand leistenden Medium ist. Infolgedessen schwebt — um mit BETHE zu reden — das sich selbst überlassene Tier mit senkrecht gerichteter Radiärachse (Fig. H). Die lokomotorische Kraft greift in der Richtung der Radiärachse an (*B*), und die Resultante aller Widerstände in dieser Bewegung (*RW*) geht durch die Radiärachse selber, in welcher auch der Schwerpunkt des Systems (S_2) und der der verdrängten Wassermasse (S_1) gelegen ist. Eine Änderung der Achsenlage könnte also nur durch äußere Gewalt oder durch Änderung in der Symmetrie der widerstandleistenden Flächen oder der bewegenden Kräfte herbeigeführt werden.“ Da für die Stellung, die ein schwimmender Körper einnimmt, die Lage seines Schwerpunktes zu der des Schwerpunktes der verdrängten Wassermasse maßgebend ist, so ist es klar, daß ein Tier mit wenig starker Gallerte eine geringere Stabilität der Lage besitzt. Dies zeigen die erwähnten Ephyren von *Cyanea* sehr gut. Wie ich schon geschildert habe, weichen diese bei den Kontraktionen von ihrer physiologischen Gleichgewichtslage ab, nehmen die Normallage aber sofort wieder ein, sobald sie ihre aktiven Bewegungen einstellen.

An dieser Stelle will ich nun gleich auf jene der allgemeinen Ansicht entgegengesetzte Beobachtung eingehen, nach der sich die Medusen nach der Seite bewegen, an der die stärkste Muskelkontraktion erfolgt. Die Fortbewegung der Medusen wird als „Schwimmen durch Rückstoß“ bezeichnet und kommt dadurch zustande, „daß der

Rückstoß der Wassermasse oder — richtiger gesprochen — der Widerstand, den sie am umgebenden Wasser findet, den Körper in der entgegengesetzten Richtung forttreibt“. Die Vorstellung, die man sich betreffs der Richtungsänderung in der Bewegung der Medusen macht, wird am besten mit folgenden Worten R. DU BOIS-REYMONDS wiedergegeben: „Arbeitete eine Stelle des Mantelrandes stärker als die übrigen, so treibt sie diesen Teil des Tieres in die Höhe und wendet dadurch die Glocke um, so daß nunmehr ihre Wölbung nicht nach oben, sondern nach einer Seite oder gar nach unten steht. . . . Bemerkenswert ist in beiden Fällen die Art der Steuerung durch ungleiche Tätigkeit des entgegengesetzten Teiles des Schirmrandes.“ Die in der Literatur gelegentlich angegebene Beobachtung, daß einseitig operierte Rhizostomeen stets nach der Seite der erhaltenen Randkörper abweichen, hätte aber schon geeignet sein müssen, zu zeigen, daß die bisherige Anschauung von der Richtungsänderung nicht ganz richtig sein konnte; denn die Tiere hätten sich, da die Seite mit den erhaltenen Randkörpern am stärksten schlägt, stets nach der Seite ohne Randkörper wenden müssen. Aus meinen schon weiter oben besprochenen Beobachtungen ging nur zu deutlich hervor, daß nicht nur Tiere mit extirpierten Randkörpern eine Abweichung nach der am stärksten sich kontrahierenden Seite zeigen, sondern daß sich auch normale Tiere nach der Seite der stärksten Kontraktion wenden. Ein genauer mathematischer Beweis für diese Erscheinung ist schwierig. Fest steht, daß nicht die Größe, sondern die Richtung des Rückstoßes das Ausschlaggebende ist, und daß wahrscheinlich auch die Deformation des Schirmes infolge der ungleichen Kontraktion eine Rolle spielt. Ein Verständnis für diese Beobachtung läßt sich folgendermaßen gewinnen (Fig. H): Die Randlappen, die sich an der Stelle der stärksten Kontraktion befinden, werden bedeutend kräftiger eingeschlagen als die übrigen. Die Resultante AB der Wassermasse, die von den ersteren Randlappen bewegt wird, muß daher mit der Vertikalen einen größeren Winkel bilden als die Resultante CD der von den nicht so stark eingeschlagenen Randlappen bewegten Wassermasse. Zerlegt man AB und CD in ihre Komponenten, so sieht man, daß die in der vertikalen Richtung wirkende Komponente AE der kräftiger eingeschlagenen Randlappen kleiner ist als die entsprechende Komponente CF der anderen Randlappen. Da die horizontalen Komponenten bei der Fortbewegung keine Wirkung haben, so folgt, daß der „Rückstoß“ an der schwächer

kontrahierten Seite um $CF-AE$ größer sein muß als an der Stelle der stärksten Kontraktion. Die Meduse muß also nach der Seite der stärksten Kontraktion abweichen.

Diese Betrachtung erklärt es auch, warum sich Medusen, denen man einige Randlappen abgeschnitten hat, scheinbar gerade entgegengesetzt benehmen; denn sie treiben tatsächlich den stärker arbeitenden Teil, d. h. den Teil mit den Randlappen, in die Höhe und weichen nach der Seite ohne Randlappen ab. Unsere theoretische Auseinandersetzung zeigt uns, daß dies eintreten muß; denn in diesem Falle kommt ja nur die vertikale Komponente der mit Randlappen versehenen Seite zur Wirkung, da die andere Resultante durch die Beseitigung der Randlappen zum Wegfall kommt. Diese Erörterung gilt auch für Tiere, denen 4 nebeneinander liegende Randkörper exstirpiert sind und bei denen die Subumbrella durchtrennt wird, so daß die eine Hälfte Randkörper besitzt, die andere aber nicht; denn auch diese Tiere weichen nach der Seite ohne Randkörper ab.

Wenn sich diese letzten Ausführungen auch auf Acraspeden beziehen, so glaube ich doch, daß man sie bis zum gewissen Grade auch auf die Craspedoten anwenden darf, indem man die Entfernung von Randlappen mit der teilweisen Entfernung des Velums gleichsetzt. MURBACH zeigte bei seinen Untersuchungen an *Gonionemus*, daß Verletzungen oder teilweise Entfernung des Velums auf die Orientierung und Schwimmbewegung des Tieres einen großen Einfluß haben. Er schließt daraus, daß wahrscheinlich das Muskelgefühl — vor allem das im Velum — bei *Gonionemus* und den Hydromedusen der Sitz der statischen Funktion ist. Ich sehe auf Grund meiner obigen Ausführungen nicht ein, warum man dem Muskelgefühl statische Funktion zuschreiben sollte; denn die Unregelmäßigkeiten beim Schwimmen sind rein mechanisch zu erklären.

Überblickt man noch einmal all die Ausführungen über die Bedeutung der Randkörper für die Gleichgewichtserhaltung der Medusen, so sieht man, daß die Statocystenhypothese für die Medusen aufgegeben werden muß. Die Randkörper sind keine extero-receptiven Organe, durch die reflektorisch die Normallage erhalten wird, sondern die Medusen haben eine rein mechanische Erhaltung des Gleichgewichts; denn sie befinden sich in ihrer physiologischen Gleichgewichtslage stets im stabilen Gleichgewichte.

2. Die Randkörper als Nervenenerregungsorgane.

Nach diesen für die Gleichgewichtsfunktion der Randkörper negativ ausgefallenen Untersuchungen war die Frage zu beantworten: Was für eine Funktion kommt den Randkörpern denn überhaupt zu? Die Tatsache, daß einseitig operierte Medusen an der mit Randkörpern versehenen Seite stärkere Kontraktionen zeigen, beweist, daß die Randkörper einen Einfluß auf die Tätigkeit der Muskulatur haben. Schon EIMER und ROMANES haben ja den Randkörpern mit dem umgebenden Gewebe eine gewisse Bedeutung für die rhythmischen Kontraktionen zugeschrieben. EIMER beobachtete einzelne Randstücke von *Aurelia aurita* und fand durch Herausschneiden des Randkörpers, „daß die rhythmischen Kontraktionen ausgingen von der Gegend des Ansatzes des letzteren an den Schirmrand, genauer: von einer nur wenige Millimeter breiten Gewebszone, welche in ihrer Längenausdehnung die Umgrenzung des halbkreisförmigen, je ein Randkörperchen bergenden Ausschnittes bildet“. Diese in der Umgebung jedes Randkörpers vorhandenen Gewebsteile bezeichnete er als „kontraktile Zonen“. Nach EIMER soll sich ein Tier, dem alle kontraktilen Zonen bis auf eine entfernt worden sind, wie vor der Operation kontrahieren; ein Tier jedoch, dem auch diese letzte kontraktile Zone herausgeschnitten wurde, sollte unmittelbar nach der Operation unbeweglich sein. Erst später sollten wieder einige spontane Kontraktionen auftreten. Auf Grund dieser Beobachtungen schloß EIMER: „Die rhythmischen Kontraktionen der toponeuren Medusen (Acraspeden) werden angeregt von den kontraktilen Zonen“. Eine nähere Analyse hat EIMER jedoch nicht gegeben. Zur gleichen Zeit stellte ROMANES seine Untersuchungen an. Während EIMER eine Beteiligung der Randkörper selbst an der Anregung der rhythmischen Kontraktionen nicht für ausgeschlossen hielt, den Hauptsitz der Entstehung der rhythmischen Kontraktion aber in die „kontraktilen Zonen“ verlegte, schrieb ROMANES dem Kristallsäckchen einen besonderen Reichtum an „locomotor centres“ zu und behauptete, daß in der Regel schon das Abschneiden der Randkörper Bewegungslosigkeit hervorruft. Die „kontraktilen Zonen“ EIMERS und die „locomotor centres“ ROMANES' veranlaßten UEXKÜLL (1901), nach dem die Kontraktionen auslösenden rhythmischen Zentrum zu suchen. Hierbei sprach er die Randkörper als „Rezeptionsorgane für mechanische Reize an, die zur Aufnahme von Bewegungen dienen, die vom eigenen Tierkörper

ausgehen“. Über die Rolle, die die Randkörper beim Schwimmen der Medusen spielen, machte er sich folgendes Bild: Bei jedem Schlage werden die Sinneskolben hin und her bewegt. Dadurch wird — sei es durch das Anschlagen des Randkörpers an die Innenwand der Sinnesgrube oder sei es durch eine Dehnung an der Biegungsstelle dieses kleinen Klöppels — eine Erregung erzeugt, die sich im Nervenetze verbreitet und die Muskeln zur Kontraktion bringt. Obwohl diese Untersuchung von v. UEXKÜLL zwei Jahre danach von BETHE bei seiner Betrachtung über „die rhythmischen Bewegungen des Wirbeltierherzens und der Medusen“ gewürdigt wurde, beachtete man sie auf zoologischer Seite fast garnicht. Dies war nach 1913 noch weniger zu erwarten; denn in diesem Jahre erklärte BAGLIONI im Handbuch der vergleichenden Physiologie, daß die Auffassung UEXKÜLLS in offenem Widerspruche zu den Versuchsergebnissen von ROMANES und YERKES stehe, die im Randkörper ein Sinnesorgan für Lichtreize sehen, und daß die Anschauungen der anderen Forscher, die Randkörper seien äußere oder exterozeptive Sinnesorgane viel begründeter sei. Ohne an dieser Stelle auf die falsche Deduktion BAGLIONIS einzugehen, will ich nur hervorheben, daß ich mich auf Grund meiner Versuche diesem Urteile BAGLIONIS nicht anschließen kann. Im Gegenteil, meine Ausführungen werden zeigen, daß v. UEXKÜLL und BETHE im Anschluß an EIMER und ROMANES mit Recht darauf hingewiesen haben, daß die rhythmischen Kontraktionen der Medusen nicht als automatische Bewegungserscheinungen angesehen werden dürfen, sondern daß die Ursache des physiologischen Phänomens des Rhythmus in den Randkörpern liegt. Am besten zeigt sich dies nach Exstirpationen derselben. Während das Fehlen eines oder zweier Randkörper keinen merkbaren Einfluß ausübt, was wohl am deutlichsten daraus hervorgeht, daß eine *Chrysaora*, welche schon mit nur sieben Randkörpern gefangen wurde, die für ihre Größe üblichen Kontraktionen vollführte, ist beim Entfernen der Hälfte der Randkörper schon eine Verringerung der Pulsationen zu beobachten. So kontrahierte sich ein Tier, das vor der Exstirpation von vier nebeneinander liegenden Randkolben in der Minute im Durchschnitt 26 Kontraktionen vollführte, 40 Minuten nach der Operation nur noch etwa 20 mal, und bei der schon erwähnten *Chrysaora* mit nur 7 Randkörpern, die sich 23 mal kontrahierte, fiel die Anzahl der Pulsationen nach der Exstirpation von drei Sinneskolben im Verlaufe von 20 Minuten auf etwa 17. Hierbei konnte ich an den gerade ope-

rierten Tieren sehr schön beobachten, daß sich die Randlappen ohne Randkörper nicht mehr aktiv einschlagen. Um die Exstirpationen ausführen zu können, legte ich die Medusen in eine Schale mit Wasser und zwar so, daß die Exumbrella dem Boden der Schale zugekehrt war. Nach der Operation konnte an noch in der Schale liegenden Tieren, denen z. B. 4 Randkörper entfernt worden waren, folgende Beobachtung gemacht werden (Fig. J): Die Randlappen

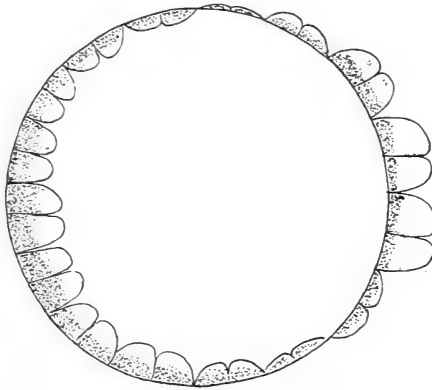


Fig. J. Einseitig operierte Meduse.
(Das Tier liegt in einer Schale auf der
Exumbrella.)

mit Randkörpern und die diesen benachbarten Randlappen wurden sehr stark eingeschlagen. Je weiter man sich von denselben jedoch entfernte, um so geringer wurden die Kontraktionen der Randlappen und zwar fand ein ganz allmählicher Übergang statt bis zu den in der Mitte der von Randkörpern freien Hälfte liegenden Randlappen, die völlig ausgebreitet lagen und keine Spur einer Kontraktion zeigten. Eine im Verhältnis zur geschilderten größere Verringerung der Muskeltätigkeit tritt aber ein, sobald die Medusen nur noch einen Sinneskolben besitzen. Die beiden Tabellen 1 und 2 mögen dies zeigen.

Tabelle 1.

Untersuchungsobjekt: eine am vorhergehenden Tage gefangene große *Chrysaora*.

a) Vor der Exstirpation.

Zeit	Pulsationen pro Minute	Bemerkungen
3 h 12'	23	Das Tier schwebt im allgemeinen in halber Höhe des Aquariums.
3 h 13'	23	
3 h 14'	24	
3 h 15'	23	

b) Nach der Exstirpation.

Zeit	Pulsationen pro Minute	Bemerkungen
3 h 34'	—	das Tier, dem 7 Randkörper entfernt sind, wird wieder ins Aquarium gesetzt; es liegt zunächst am Boden
3 h 35'	—	
3 h 36'	15	} teilweise sehr kleine Kontraktionen
3 h 37'	14	
3 h 38'	9	} das Tier erhebt sich nur wenige Zentimeter vom Boden; mitunter treten kleine Extrakontraktionen in der Randumgebung des Randkörpers auf
3 h 39'	14	
3 h 40'	13	
3 h 49'	11	
3 h 50'	6	
3 h 51'	8	
3 h 52'	11	
3 h 53'	14	
3 h 54'	8	
4 h 10'	7	
4 h 11'	8	
4 h 12'	13	
4 h 13'	11	
4 h 14'	6	
4 h 15'	7	
4 h 16'	10	
4 h 41'	14	
4 h 42'	7	
4 h 43'	9	
4 h 44'	6	
4 h 45'	9	
4 h 46'	11	
4 h 47'	12	
4 h 48'	8	

Tabelle 2.

Untersuchungsobjekt: große soeben gefischte *Chrysaora*.

a) Vor der Exstirpation.

Zeit	Pulsationen pro Minute	Bemerkungen
11 h 55'	14	
11 h 56'	12	
11 h 57'	13	
11 h 58'	12	
11 h 59'	13	
12 h 0'	10	
12 h 1'	8	
12 h 2'	9	
2 h 9'	14	
2 h 10'	12	
2 h 11'	10	
2 h 12'	11	

b) Nach der Exstirpation.

Zeit	Pulsationen pro Minute	Bemerkungen
2 h 25'	— ¹⁾	¹⁾ Dem Tier sind 7 Randkörper exstirpiert; es steigt ohne Kontraktion an die Oberfläche und stellt sich in die Normallage mit vertikaler Hauptachse ein.
2 h 29'	1 ²⁾	
2 h 30'	0	²⁾ Tier kontrahiert sich und zwar am Randlappen mit Randkörper zuerst und am stärksten; es erfolgt eine kleine Drehung nach dieser Seite, dieselbe wird jedoch sofort durch passive Rückdrehung wieder aufgehoben.
2 h 31'	11	
2 h 32'	6 ³⁾	³⁾ Das Tier verharret eine ganze Zeit in vertikaler Schwimmrichtung und dreht sich erst nach den weiteren 6 Kontraktionen allmählich passiv zurück.
2 h 33'	6	
2 h 34'	1	siehe 2 h 32'
2 h 35'	6	
2 h 36'	15	
2 h 37'	14	
2 h 38'	4	
2 h 39'	3	
2 h 40'	6	
2 h 41'	6	
2 h 42'	7	
2 h 43'	7	
2 h 44'	10	
2 h 45'	6	
2 h 46'	3	
2 h 47'	8	
6 h 17'	6	
6 h 18'	7	
6 h 19'	5	
6 h 20'	3	
6 h 21'	5	
6 h 22'	5	
6 h 23'	5	

Zieht man in beiden Fällen das arithmetische Mittel aus den Kontraktionen vor und nach der Operation, so folgt für:

Tabelle 1

a) = 23 Kontraktionen pro Min.
 b) = 10 Kontraktionen pro Min.
 (von 3 h 36' an gerechnet)

Tabelle 2

a) = 12 Kontraktionen pro Min.
 b) = 7 Kontraktionen pro Min.
 (von 2 h 31' an gerechnet).

Die Anzahl der Pulsationen der operierten Tiere ist demnach im Vergleich zum normalen Tiere etwa auf die Hälfte gesunken. Noch stärker tritt die Bedeutung der Randkörper für die Tätigkeit der Muskulatur aber hervor, wenn den Tieren alle Randkörper exstirpiert werden. In der Literatur findet man darüber einige Angaben, wonach sich die acraspeden Medusen, die verschiedenen Familien angehören, nach der Exstirpation aller Randkörper scheinbar verschieden benehmen; denn *Rhizostoma* und *Cotylorhiza* sollen ihre Pulsationen dauernd einstellen, *Aurelia* soll sich dagegen schon nach einigen Minuten wieder kontrahieren. Ich glaube, daß nähere darüber angestellte Untersuchungen das Resultat ergeben würden, daß die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten nur quantitative aber keine qualitativen sind. Ich halte dies für ganz sicher, weil nach meinen Erfahrungen auch innerhalb einer Art individuelle Verschiedenheiten auftreten, so daß ich glaube, daß auch der augenblickliche physiologische Zustand des Tieres eine Rolle spielt. Ich gebrauche den Ausdruck „physiologischer Zustand“, wenn er nach LOEB auch ein Zeichen dafür ist, daß das Problem des tierischen Benehmens dadurch in einer Weise behandelt wird, die mehr entspricht „to the viewpoint of the introspective psychologist than to that of physicist“. Trotz individueller Verschiedenheiten steht fest, daß die Entfernung aller Randkörper, bzw. der Statolithen bei *Cyanea* und *Chrysaora* eine bedeutende Verringerung der Muskelkontraktion bedingt. Wie groß dieselben sein können, zeigen Tabelle 3 und 4.

Tabelle 3.
Untersuchungsobjekt: große *Cyanea*.

a) Vor der Exstirpation.

Zeit	Pulsationen pro Minute	Bemerkungen
5 h 51'	9	
5 h 52'	9	
5 h 53'	14	
5 h 54'	14	
5 h 55'	14	
5 h 56'	15	
5 h 57'	8	
5 h 58'	13	
5 h 59'	14	

b) Nach der Exstirpation.

Zeit	Kontraktionen pro Minute	Bemerkungen
abends		
6 h 12'	—	
6 h 39'	1	Tier schwebt in der Normallage mit vertikaler Hauptachse und sendet die Tentakeln sehr weit aus erste Kontraktion; Tier sinkt ein wenig, steigt aber sofort wieder
6 h 40'	0	
6 h 41'	0	
6 h 42'	0	
6 h 43'	0	
6 h 44'	0	
6 h 45'	0	
6 h 46'	1	Tier sinkt ein wenig, steigt wieder
6 h 47'	0	
6 h 48'	0	
6 h 49'	0	
6 h 50'	0	
6 h 51'	0	
6 h 52'	0	
6 h 53'	0	
6 h 54'	0	
6 h 55'	0	
6 h 56'	1	siehe 6 h 46' abends
6 h 57'	0	
6 h 58'	0	
6 h 59'	0	
7 h 0'	0	
7 h 1'	0	
7 h 2'	0	
7 h 3'	1	Tier sinkt Tier steigt und schwebt an der Oberfläche
7 h 4'	2	
7 h 5'	0	

(Fortsetzung von Tabelle 3 b.)

Zeit	Kontraktionen pro Minute	Bemerkungen
abends		
7 h 6'	1	Tier sinkt bis auf den Boden des Aquariums und steigt dann wieder
7 h 7'	0	
7 h 8'	1	
7 h 9'	2	
7 h 10'	0	
7 h 11'	1	
7 h 12'	0	
7 h 13'	2	
7 h 14'	1	
7 h 15'	0	
7 h 16'	1	
7 h 17'	1	

c) Am nächsten Tage.

Zeit	Kontraktionen pro Minute	Bemerkungen
7 h 9'	1	Tier sinkt etwas schräg nach unten und steigt wieder
7 h 10'	0	
7 h 11'	0	siehe 7 h 9'
7 h 12'	1	
7 h 13'	0	
7 h 14'	1	
10 h 17'	0	
10 h 18'	1	
10 h 19'	0	
10 h 20'	0	
10 h 21'	1	
10 h 22'	0	
10 h 23'	0	
10 h 24'	0	
10 h 25'	0	
10 h 26'	2	Tier sendet Tentakeln weit aus
10 h 27'	0	
10 h 28'	0	
10 h 29'	1	
10 h 30'	0	
10 h 31'	1	
10 h 32'	0	
10 h 33'	1	
10 h 34'	0	
10 h 35'	0	
10 h 36'	0	
10 h 37'	0	
10 h 38'	0	
10 h 39'	0	Tier berührt bei der ersten Kontraktion die Wand des Aquariums; es erfolgen danach die beiden anderen Kontraktionen
10 h 40'	3	

Tabelle 4 (Fortsetzung von Tabelle 2).

Untersuchungsobjekt: große *Chrysaora*.

Zeit	Kontraktionen pro Minute	Bemerkungen
abends	—	
6 h 40'	—	dem Tier, das seit 2 h 35' nur noch einen Randkörper
6 h 44'	2	hatte, ist der letzte Randkörper entfernt worden.
6 h 45'	0	Es erfolgen einige Kontraktionen, das Tier steigt
6 h 46'	0	ohne Kontraktionen und schwebt an der Oberfläche
6 h 47'	1	
6 h 48'	2	
6 h 49'	0	
6 h 50'	0	
6 h 51'	4	
6 h 52'	1	Tier dreht sich bei jeder Abweichung immer in die
6 h 53'	1	Normallage zurück
6 h 54'	2	
6 h 55'	0	
6 h 56'	0	
6 h 57'	0	
6 h 58'	0	Tier schwebt an der Oberfläche
6 h 59'	0	
7 h 0'	0	
7 h 1'	0	
7 h 2'	1	Tier fällt, steigt wieder allmählich, auch in den
7 h 3'	0	beiden folgenden Minuten
7 h 4'	3	
7 h 5'	2	Tier fällt, steigt wieder allmählich.
7 h 6'	0	
7 h 7'	0	
7 h 8'	0	
7 h 9'	0	
8 h 30'	1	elektrische Beleuchtung; Tier schwebt
8 h 31'	0	
8 h 32'	0	
8 h 33'	0	
8 h 34'	0	
8 h 35'	0	
8 h 36'	0	
8 h 37'	1	
8 h 38'	1	
8 h 39'	1	
8 h 40'	0	
8 h 41'	0	
8 h 42'	1	
8 h 43'	0	
8 h 44'	0	
8 h 45'	0	
8 h 46'	2	
8 h 47'	1	
8 h 48'	0	
8 h 49'	1	
8 h 50'	0	
11 h 30'	—	Tier schwebt noch an der Oberfläche

Tabelle 5.

Untersuchungsobjekt: große, frische *Chrysaora*.

a) Vor der Exstirpation.

Zeit	Kontraktionen pro Minute	Bemerkungen
5 h 16'	29	
5 h 17'	28	
5 h 18'	29	
5 h 21'	28	
5 h 24'	30	
5 h 32'	30	
5 h 41'	29	

b) Nach der Exstirpation.

Zeit	Kontraktionen pro Minute	Bemerkungen
5 h 51'	—	Tier ist operiert
5 h 53'	9	
5 h 54'	12	
5 h 55'	11	
5 h 56'	12	
5 h 57'	11	
5 h 58'	13	
5 h 59'	11	
abends		Tier stößt gegen eine Ecke des Aquariums
6 h 0'	9	
6 h 1'	8	
6 h 2'	11	
6 h 3'	10	
6 h 4'	11	
6 h 5'	10	
6 h 6'	10	
6 h 7'	10	
6 h 8'	9	
6 h 9'	8	
6 h 10'	15	
6 h 11'	17	
6 h 12'	10	
6 h 13'	7	
6 h 14'	7	
6 h 15'	11	
6 h 16'	12	bewegt sich in horizontaler Schwimmrichtung
6 h 17'	13	
6 h 18'	8	
6 h 19'	14	
6 h 20'	15	

(Fortsetzung von Tabelle 5b.)

Zeit	Kontraktionen pro Minute	Bemerkungen
abends		
6 h 21'	13	vgl. 6 h 16' abends
6 h 22'	12	
6 h 23'	11	
6 h 24'	14	
6 h 25'	10	
6 h 26'	9	
6 h 27'	12	
6 h 28'	11	
6 h 29'	8	
6 h 30'	15	
6 h 31'	10	
6 h 32'	10	
6 h 33'	16	vgl. 6 h 16' abends
6 h 34'	8	
6 h 35'	12	
6 h 36'	11	
6 h 37'	16	Tier schwimmt im Kreise herum
6 h 38'	10	
6 h 39'	10	
6 h 40'	14	vgl. 6 h 16' abends
6 h 41'	12	
6 h 42'	14	vgl. 6 h 16' abends
6 h 43'	10	
6 h 44'	11	
6 h 45'	9	
6 h 46'	11	
6 h 47'	16	
6 h 48'	14	
6 h 49'	11	
6 h 50'	16	
6 h 51'	12	
6 h 52'	19	Tier stößt mit Exumbrella gegen den Boden des Gefäßes
6 h 53'	12	
6 h 54'	14	
6 h 55'	15	vgl. 6 h 16' abends
6 h 56'	10	
6 h 57'	15	
6 h 58'	9	
6 h 59'	9	
7 h 0'	13	

Die Tabellen 5 und 6 weisen freilich nicht gleich nach der Operation eine so enorme Verminderung der Anzahl der Kontraktionen auf wie Tabellen 3 und 4; doch auch sie lassen sehr gut die Bedeutung der Randkörper für die Tätigkeit der Muskulatur erkennen. Wenn bei der in Tabelle 5 angeführten *Chrysaora* die Pulsationen zunächst nur auf annähernd ein Drittel verringert waren, so zeigte sich das Fehlen der Randkörper jedoch sehr gut am nächsten Morgen. Das Tier war nämlich nicht mehr kräftig

Tabelle 6 (Fortsetzung von Tabelle 1).

Untersuchungsobjekt: große *Chrysaora*.

Zeit	Kontraktionen pro Minute	Bemerkungen
4 h 52'	—	der letzte Statolith wird herausgenommen
4 h 54'	10	
4 h 58'	11	
4 h 59'	13	
5 h 0'	8	
5 h 1'	13	
5 h 2'	14	
5 h 5'	3	
5 h 6'	10	
5 h 7'	20	
5 h 8'	18	
5 h 9'	9	
5 h 10'	20	
abends		Tier liegt in einer Ecke Tier kommt nur einige Zentimeter hoch
6 h 35'	2	
6 h 36'	7	
6 h 37'	15	
6 h 38'	17	
6 h 39'	10	
6 h 40'	2	
6 h 41'	3	
6 h 42'	3	
6 h 43'	13	
6 h 44'	12	
6 h 45'	2	
6 h 46'	9	
6 h 47'	3	
6 h 48'	13	
6 h 49'	15	
6 h 50'	14	
6 h 51'	15	
6 h 52'	6	
6 h 53'	5	
6 h 54'	6	
6 h 55'	3	
6 h 56'	8	

genug, um sich in Richtung der vertikalen Hauptachse zu bewegen. Es schwamm ab und zu ein wenig auf dem Boden des Gefäßes umher; im allgemeinen blieb es jedoch längere Zeit auf einer Stelle liegen. Das gleiche Benehmen zeigte das in Tabelle 6 angeführte Tier. Wohl kontrahierte sich auch diese Meduse nach dem Entfernen des letzten Randkörpers immerhin noch sehr stark; aber sie erhob sich nur wenige Zentimeter vom Boden. Der Grund ist darin zu suchen, daß für die ausgeführte Muskeltätigkeit eigentlich nicht mehr der Name „Kontraktion“ in dem Sinne, wie er beim normalen

Tiere gebraucht wird, angewendet werden darf. Wenn die Tiere nach der Operation zunächst auch noch einigermaßen normal herumswimmen, so findet man sie jedoch nach einiger Zeit auf dem Boden in einer charakteristischen Stellung liegen. Entweder befindet sich die Glocke der Meduse dauernd in einer „erhobenen“ Lage (Fig. K) und die „sogenannten Kontraktionen“ äußern sich nur in Bewegungen des Randes oder die ganze Glocke bildet mit den Randlappen eine Ebene, wobei es oft auch vorkommt, daß die Exumbrella etwas konkav gebogen ist und die Randlappen erhoben sind, also über die Glocke des Tieres hinausreichen (Fig. L). Aus

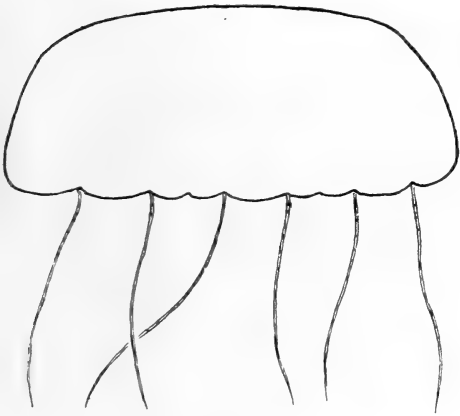


Fig. K.

Meduse, der alle Randkörper exstirpiert sind.
(Glocke in „erhobener“ Lage.)

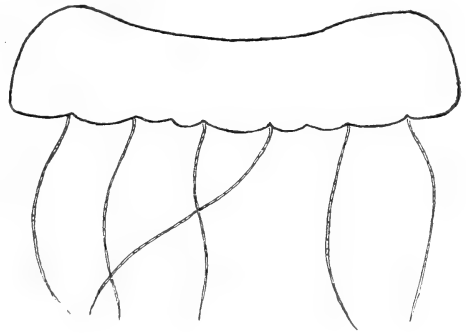


Fig. L.

Meduse, der alle Randkörper exstirpiert sind.
(Exumbrella ist konkav gebogen.)

all diesen Beobachtungen geht somit hervor, daß die Randkörper nicht nur einen Einfluß auf die Zahl der Kontraktionen, sondern auch auf die Energie, mit der diese ausgeführt werden, haben.

Bevor ich jedoch auf das zweite Problem näher eingehe, will ich noch die Frage anschnitten: Auf welche Art und Weise lösen denn die Randkörper die Kontraktionen aus? v. UEXKÜLL hat — wie ich schon ausgeführt habe — für die Acalephen nachzuweisen gesucht, daß durch die Bewegung des Sinneskörpers Erregungen erzeugt werden, die durch Vermittelung des Nervensystems der Muskulatur zufließen und so die Kontraktionen auslösen. Ich möchte mich dieser von v. UEXKÜLL geäußerten Ansicht anschließen; denn es spricht dafür zunächst sein Experiment, daß eine *Rhizostoma*, der er alle Randkörper bis auf einen exstirpiert hatte, ihre

Pulsationen einstellt, sobald er den letzten Randkörper an den Schwingungen verhinderte. Ich habe diesen Versuch an meinem Material leider nicht nachgeprüft; dasselbe war dazu auch nicht geeignet, da vor allem die Randlappen von *Cyanea* den eigentümlichen Bau aufweisen, durch den die Randkörper völlig von den Sinneslappen verdeckt werden. Für die Auffassung v. UEXKÜLLS spricht aber auch die von mir beobachtete Tatsache, daß eine randkörperlose Meduse kleine Stöße gegen einen ihrer Randlappen mit einer von diesem Randlappen ausgehenden Kontraktion beantwortet. Diese Reaktion auf mechanische Reize scheint darauf hinzudeuten, daß bei der Entstehung der Kontraktionen die direkte Reizung der Sinneshaare keine entscheidende Rolle spielt. Hier ist zu erwähnen, daß schon O. u. R. HERTWIG im Hinblick auf die zartere Beschaffenheit, die die Sinneshaare der Acraspeden den stärkeren und längeren Sinneshaaren der übrigen Medusen gegenüber zeigen, darauf hingewiesen haben, daß dem Sinneskörper der Acraspeden keine spezifische Sinnesfunktion zukommen könne. Das physiologische Experiment zeigt jedoch, daß das nur aus morphologischen Tatsachen geschlossene Argument hinfällig ist; denn die gewaltige Bedeutung der Randkörper für die Tätigkeit der Muskulatur ist durch meine Versuche erwiesen. In einem Punkte kann ich v. UEXKÜLL und BETHE aber nicht folgen, sondern muß ROMANES beipflichten. Nach v. UEXKÜLL soll es ziemlich gleichgültig sein, ob alle oder nur einzelne Randkörper die Erregung erzeugen; immer soll ein einheitlicher Schlag zustande kommen, und nach BETHE soll nur dann eine Störung der Synchronität vorhanden sein, d. h. die Seite, an der noch der letzte Sinneskolben sitzt, soll sich eher kontrahieren, „wenn bei der Randkörperfortnahme größere oder radiärwärts tiefer einschneidende Verletzungen des Schirmrandes stattgefunden haben“. Für *Cyanea* und *Chrysaora* stimmt dies nicht; denn man kann stets beobachten, daß die Kontraktionen von dem mit Randkörper versehenen Randlappen ausgehen, so daß es für den Erregungsverlauf nicht gleichgültig ist, ob alle oder nur einzelne Randkörper die Erregung erzeugen. Während die Pulsationen eines normalen Tieres kräftig und im allgemeinen an allen Stellen der Muskulatur gleichzeitig erfolgen, schlägt an operierten Tieren der Teil ohne Randkörper später als der mit solchem. Da mir feinere Apparate zur Feststellung dieses Unterschiedes nicht zur Verfügung standen, so versuchte ich ein ungefähres Resultat mit Hilfe einer Stoppuhr zu erhalten. An einer mittelgroßen *Chrysaora*, der vier Randkörper

exstirpiert waren, stellte ich fest, daß die Seite ohne Randkörper etwa 0,8"—1" später schlug. Wie groß die Differenzen im Einsetzen der Systole sein können, zeigte eine *Cyanea* sehr schön, der ich sieben Randkörper völlig herausgeschnitten hatte. Das Tier sank zu Boden und vollführte keine Kontraktionen. Es gingen aber vom Randlappen mit Randkörper Bewegungen aus, denen sich allmählich auch die übrigen Randlappen anschlossen. Dabei kam es oft vor, daß der Randlappen mit Randkörper schon wieder erschlaffte, während sich die gegenüberliegenden Randlappen gerade erst „kontrahierten“. Allmählich trat ein gewisser Ausgleich ein, und es erfolgte die erste gleichmäßige Kontraktion, bei der aber auch der Randlappen mit Sinneskolben zuerst und stärker schlug.

An all den operierten Medusen war jedoch nicht nur zu beobachten, daß die Kontraktionen von den Randkörpern ausgehen, sondern daß die Intensität der Erregung um so mehr abnimmt, je größer die Strecke ist, die sie durchläuft. Tiere, denen ein Teil der Randkörper exstirpiert war, hatten bei einer Aufsicht nicht mehr die Form eines Kreises. Ihre Muskulatur glich wohl an der mit Randkörpern versehenen Stelle der normalen, aber der übrige Teil der Muskulatur war „entspannt“. Er zeigte jenes Bild, das auch an Tieren zu beobachten ist, denen alle Randkörper exstirpiert sind, d. h. die Muskulatur war sehr schlaff und nicht mehr fähig, starke Kontraktionen auszuführen. Dieses gut zu beobachtende Dekrement der Erregungsleitung zeigt somit auch, daß das Nervenetz der Medusen eine geringe Reaktionsgeschwindigkeit besitzt.

An dieser Stelle soll gleich noch die Frage nach der aktiven Richtungsänderung der Medusen aufgeworfen werden. Ich halte dies für sehr wichtig, da es bisher noch nie eingehend erfolgt ist. EIMER nimmt aktive Richtungsänderungen an; denn er spricht von Ortsveränderungen, die dadurch entstehen, daß die Zusammenziehung der Medusenglocke deutlich unter die Herrschaft des Willens trete. v. UEXKÜLL äußert sich bei seinen Untersuchungen an *Rhizostoma pulmo* dagegen folgendermaßen: „Das unverletzte Tier sucht weder seine Nahrung noch flieht es vor schädlichen Reizen. Man kann in ein größeres Bassin durch ein Glasrohr ebensoviel Luft wie Kohlensäure einperlen lassen — die Bewegungsrichtung der Meduse wird keinen Unterschied zeigen. Und doch ist die Kohlensäure ein schweres Gift, das die *Rhizostoma* binnen kurzem bewegungslos macht; nur Zuführung von frischem Seewasser rettet die Meduse aus ihrer Betäubung.“

Die Bewegungsrichtung von *Rhizostoma* wird ausschließlich durch die Form der Tiere bestimmt. Ihr gewölbter Schirm läßt sie leicht von Hindernissen abgleiten oder durch den Gegenstoß im rechten Winkel abprallen. Bei strömendem Wasser sieht man *Rhizostoma* bald mit, bald gegen den Strom gerichtet, schwimmen, je nachdem der Schirm oder der Stiel sich im Strömungsmaximum befindet.“ Diese Feststellung von v. UEXKÜLL kritisierte BAGLIONI im Handbuch der vergleichenden Physiologie folgendermaßen: „So beginnt er (v. UEXKÜLL) mit der unbegründeten und unrichtigen Behauptung, daß die Medusen keiner Richtungsbewegung fähig sind.“ Diese seine Behauptung belegte BAGLIONI aber durch keinerlei Tatsachen! Es liegt nach meiner Meinung daher kein Grund vor, die Beobachtung v. UEXKÜLLS als „unrichtig“ hinzustellen, noch dazu, da v. UEXKÜLL diese Behauptung nicht allgemein für die Medusen aufstellt, sondern diese Tatsache nur von *Rhizostoma pulmo* schildert. Ich möchte zu dem Problem der aktiven Richtungsänderung der Medusen nach meinen Beobachtungen an *Chrysaora* und *Cyanea* folgendes bemerken: Wie ich weiter oben ausgeführt habe, muß bei jeder Richtungsänderung im allgemeinen die Seite, nach der sich das Tier wendet, stärker kontrahiert worden sein. Die für die Entstehung der Kontraktionen notwendigen Reize werden hauptsächlich durch die Randkörper geliefert. Wie die mechanische Reizung der Randlappen und die Beobachtung völlig randkörperfreier Medusen zeigen, die auch noch die Fähigkeit haben, einige Teile der Glocke stärker zu kontrahieren, spielen aber neben der Randkörperreizung auch noch sonstige äußere und innere Reize bei der Entstehung der Kontraktionen eine Rolle. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, daß beim Vorhandensein der Randkörper durch akzessorische Reize der eine oder der andere Randlappen stärker kontrahiert wird. Durch den so zustande kommenden ungleichen Schlag würde dann eine Richtungsänderung resultieren. In der Tat lassen sich solche Richtungsänderungen bei im Aquarium gehaltenen Tieren beobachten. Wenn ein Teil dieser unter experimentellen Bedingungen auftretenden Richtungsänderungen auch dadurch bedingt ist, daß die Wände des Aquariums die Richtung des Rückstoßes des Wassers beeinflussen, so muß man doch jene Richtungsänderungen, die spontan durch stärkeres Einschlagen eines Teiles der Randlappen erfolgen, als aktive bezeichnen. Fraglich ist es aber, ob derartige Richtungsänderungen im Leben der Tiere

eine Rolle spielen, ob sie eine biologische Bedeutung haben? Ich halte dies aus folgenden Gründen für sehr unwahrscheinlich.

1. Ein Ausweichen vor einem Feinde oder bei einem Zusammenstoß mit anderen Tieren ist unmöglich; denn die Medusen drehen sich nach der sich am stärksten kontrahierenden Seite. Dies ist im allgemeinen aber die Seite, an der plötzlich akzessorische Reize auftreten, d. h. sie drehen sich dem Reizorte zu.

2. v. UEXKÜLL hat festgestellt, daß das unverletzte Tier weder seine Nahrung sucht noch vor schädlichen Reizen flieht. Aus biologischen Erwägungen glaube auch ich nicht an ein aktives Aufsuchen der Beute durch die Medusen. Damit soll natürlich nichts dagegen gesagt werden, daß manche Medusen mit beweglichem Magenstiel wie z. B. *Geryonia* nach ihrer Beute greifen. Daß die aktiven Ortsbewegungen der Medusen für den Nahrungserwerb kaum eine Rolle spielen können, geht vor allem daraus hervor — worauf schon BRANDT hingewiesen hat —, daß die Medusen selbst leichtere Wellen und Winde nicht zu überwinden vermögen, sondern vollkommen auf die passiven Ortsveränderungen angewiesen sind. Gerade die *Rhizostomeae* zeigen sehr gut, daß die Kontraktionen keine Bedeutung für eine Ortsänderung haben, sondern nur dem Nahrungserwerb dienen. DOFLEIN schreibt darüber: „Die Rhizostomeen jedoch haben einen unbeweglichen Magenstiel, der wie ein Klöppel von der Mitte der Medusenglocke herunterhängt. Die rhythmischen Bewegungen, mit deren Hilfe eine solche Meduse sich schwebend erhält und durch das Wasser vorwärts schwimmt, pumpen gleichzeitig einen Wasserstrom durch die Anhänge des Mundrandes hindurch. Ja manche von ihnen liegen zeitweise am Boden des Meeres und benutzen ihren Bewegungsmechanismus nur zum Herbeistrudeln des Wassers.“ Unverständlich ist es mir im Hinblick auf diese Tatsache, daß BAGLIONI die angeführte Feststellung UEXKÜLLS an *Rhizostoma pulmo* als „unbegründet“ und „unrichtig“ hinstellt.

3. Meine Beobachtungen haben gezeigt, daß der aktiven Richtungsänderung durch ungleiches Einschlagen der Randlappen auch keine Bedeutung für die Gleichgewichtserhaltung der Medusen zukommt.

4. Die Schrägstellung, die die Medusen nach BRANDT bei der passiven Bewegung einnehmen, ist sicher rein mechanisch bedingt und steht in keinem Zusammenhange mit dem stärkeren Einschlagen eines Teiles der Randlappen.

Überblickt man die bisherigen Erörterungen über die Bedeutung der Randkörper, so ersieht man, daß die von v. UEXKÜLL schon vor 20 Jahren ausgesprochene Behauptung, der Randkörper sei ein Organ, das die zur Muskelkontraktion notwendige Erregung hervorbringe, zu Recht besteht. Da meine Ausführungen über die Randkörper als statische Organe gezeigt haben, daß von einer Gleichgewichtsfunktion derselben keine Rede sein kann, so darf jetzt behauptet werden, daß die Randkörper nur Organe zur Erzeugung nervöser Erregungen sind; denn durch die von den Sinneskörpern hervorgerufenen adäquaten Reize wird der nötige Muskeltonus — wenn ich dies Wort hier einmal gebrauchen darf — geliefert. Die rhythmischen Kontraktionen der Medusen sind demnach, worauf schon ROMANES und BETHE mit Nachdruck hingewiesen haben, keine automatischen Bewegungen.

Schaut man, durch dieses Ergebnis angeregt, einmal auf all die Organe, die ursprünglich als Gehörorgane beansprucht wurden, und prüft von den bisher untersuchten die physiologischen Ergebnisse, so erkennt man, daß sie nach physiologischen Gesichtspunkten in einer Entwicklungsreihe angeordnet werden können. Ich will der historischen Entwicklung der Erkenntnis dieser Organe gemäß mit den Gehörorganen der Wirbeltiere beginnen.

1. Im Gehörorgan der Wirbeltiere ist zugleich ein statisches Organ und ein Tonusorgan gegeben. Die Funktion der Gleichgewichtsregulierung schrieb als erster GOLTZ 1870 im Anschluß an die Untersuchungen von FLOURENS dem Labyrinth der Wirbeltiere zu, und J. R. EWALD stellte dann 1892 auf Grund seiner Experimente, die ihm gezeigt hatten, daß die Exstirpation beider Labyrinth bei Wirbeltieren auch eine bedeutende Herabsetzung des Muskeltonus und der absoluten Muskelkraft hervorruft, die Hypothese vom „Labyrinthtonus“ auf. Danach soll durch Flimmerhaare in den halbzirkelförmigen Kanälen ein dauernder Flüssigkeitsstrom erzeugt werden, der die Rezeptionshaare derselben Gegend in eine dauernde Erregung versetzt. Die so entstehende Erregung soll durch Vermittlung des Zentralnervensystems zu den Muskeln geleitet werden. Die statische Funktion und die Tonusfunktion des Gehörapparates sind der Gehörfunktion gegenüber die phylogenetisch älteren; denn sie finden sich schon in weiter Verbreitung bei den Wirbellosen vor.

2. Die Statocysten der Wirbellosen sind statische Organe, die neben der Gleichgewichtserhaltung auch

dauernd eine Tonusfunktion ausüben. Die Gleichgewichtserhaltung ist dadurch bedingt, daß in der Normallage, d. h. in der Gleichgewichtslage des Tieres, der Einfluß der Statocysten auf Nerven und Muskeln der symmetrischen Körperhälften der gleiche ist. Bei einer Abweichung aus dieser Normallage sind die den symmetrischen Muskeln zufließenden Erregungen jedoch quantitativ verschieden, so daß dadurch reflektorisch die Gleichgewichtslage erhalten wird. Auf die bei den Wirbellosen vorkommenden statischen Organe hat zuerst DELAGE 1887 hingewiesen. Wenn DELAGE die Wirkung der Statocysten auf den Tonus der Muskulatur auch nicht besonders hervorhebt, so ist in seiner Arbeit doch schon ein Hinweis auf diese Tonusfunktion gegeben. Er erwähnt, daß sich ein Oktopode, dem er beide Statocysten exstirpiert hatte, wie ein unverletztes Tier benahm, die dargebotene Nahrung fraß, aber — wenigstens am ersten Tage — keine spontanen Bewegungen zeigte. Die weiteren Untersuchungen der statischen Organe der Wirbellosen ließen bald erkennen, daß die „Tonusfunktion“ eine allgemeine Eigenschaft der Gleichgewichtsorgane ist. FRÖHLICH beobachtete z. B. an *Eledone* (*Moschites*), daß die der Statocysten beraubten Tiere eine schlaffe Muskulatur aufwiesen und nicht recht geneigt waren, Bewegungen auszuführen; auch für *Penaeus* gab er eine Herabsetzung des Tonus an. BETHE zeigte mittels eines kleinen Dynamometers, daß bei *Carcinus* die Muskelkraft der Extremitäten auf der Seite herabgesetzt ist, wo die Statocyste entfernt wird. TSCHACHOTIN gibt für *Pterotrachea* nach Exstirpation einer Statocyste Erschlaffung der Körpermuskulatur auf der operierten Seite an, und v. BUDDENBROCK weist darauf hin, daß statocystenlose *Branchiomma* eine Verminderung des Muskeltonus aufweisen. Theoretisch lag nach diesen Feststellungen die Frage nahe, ob es im Tierreiche noch Organe gibt, die nur die „Tonusfunktion“ besitzen.

3. Die einfachen Erregungsorgane der wirbellosen Tiere, wie sie im Sinneskörper der Medusen und in den Fliegenhaltern gegeben sind, sind Organe, denen die Aufgabe zufällt, nervöse Erregungen zu erzeugen. Durch diese Erregungen ist der Tonus der Muskulatur bedingt und wird die zur Bewegung notwendige Energie geliefert. Unabhängig von der derzeitigen Lage im Raum üben die einfachen Erregungsorgane stets den gleichen Einfluß auf Nerven und Muskeln aus. Sie sind als Vorstufen der statischen Organe zu betrachten. Aus ihnen können

sich Gleichgewichtsorgane dadurch entwickeln, daß ihre Wirkung je nach ihrer Lage im Raum quantitativ verschieden ausfällt. Schon v. UEXKÜLL hatte 1901 die Randkörper der Medusen als derartige Organe betrachtet und seine Arbeit mit dem Hinweise geschlossen, daß nun der Einfluß der Otolithen auf die Körpermuskulatur bei höheren Tieren nicht mehr so wunderbar erscheine und die interessante Hypothese von RICHARD EWALD somit eine neue Stütze erhalte. Doch v. UEXKÜLL war im Verlaufe seiner ganzen Arbeit nicht mit einem Worte auf die Gleichgewichtsfunktion eingegangen, die von Seiten der Zoologen doch den Randkörpern zugeschrieben wurde, so daß durch seine Ausführungen noch nicht bewiesen war, daß den Sinneskolben nur die Funktion der Nervenregung zukommt. Wie aus meinen bisherigen Darlegungen hervorgeht, ist dies jetzt als sicher zu betrachten. Als einfache Erregungsorgane hat v. BUDDENBROCK 1919 auch die Halteren der Fliegen beansprucht. Auch diese sind weder als Gleichgewichts- noch als Steuerorgan aufzufassen, sondern es sind, da ihre Entfernung eine Herabsetzung der Flugenergie bedingt, „Organe zur Erzeugung potentieller Nervenenergie, die den Flügeln zufließt und ihnen ihre frequente und weit ausholende Bewegung ermöglicht.“

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, daß in der Reihe der Gehör-, Gleichgewichts- und einfachen Erregungsorgane die letzteren als die phylogenetisch ältesten zu bezeichnen sind, so daß den Gehörorganen und den statischen Organen ganz allgemein die Fähigkeit zukommt, auch in der Ruhelage einen Einfluß auf die Muskulatur auszuüben, indem von ihnen dauernd Erregungen zu den Muskeln fließen und diese somit in einer gewissen Spannung erhalten. Im Hinblick auf die große theoretische Bedeutung, die den Randkörpern der Medusen als einfache Erregungsorgane dadurch zukommt, will ich noch einige Erörterungen folgen lassen. In seiner Arbeit über „die vermutliche Lösung der Halterenfrage“ hat v. BUDDENBROCK folgendes geschrieben:

„Das Sinneskölbchen der Medusen wird durch die Bewegungen des Tieres und des umgebenden Wassers in fortwährend pendelnde Bewegungen versetzt. Es erzeugt den Reiz durch Anschlagen an die ringsherum stehenden Sinneshaare.

Von hier bis zu den Halteren ist nur noch ein ganz kleiner Schritt, und damit komme ich auf meine Behauptung der Wesensgleichheit beider Organe zurück, die ich in meinem ersten Aufsatz theoretisch als Forderung aufstellte. Das Experiment hat dies über

alles Erwarten bestätigt. Genau so, wie die Schwimmuskulatur der Meduse stillsteht, wenn die Sinneskölbchen entfernt oder an ihrer Bewegung verhindert sind, ebenso verharret die Flügelmuskulatur der beinlosen *Sarcophaga* in Ruhe, sobald die Halteren herausgerissen oder festgeklebt sind.

Dieser völligen Gleichheit der Funktion entspricht die Übereinstimmung im morphologischen Bau beider Organe, die sich Schritt für Schritt in alle Einzelheiten verfolgen läßt.

Der Unterschied zwischen beiden besteht nur darin, daß die Bewegung beim Sinneskölbchen eine passive, bei der Haltere eine aktive ist, und daß die Sinneszellen bei letzterer ins Innere des Organs verlegt sind.“

Ich kann diesen Ausführungen nur beipflichten; denn der Vergleich ist sehr treffend; teilweise treffender als man nach der damals nur vorliegenden — oben wiedergegebenen — Angabe von v. UEXKÜLL annehmen konnte.“

Meine Aufgabe kann es natürlich nicht sein, im Hinblick auf die rhythmischen Kontraktionen der Medusen die einzelnen Theorien über die Entstehung der rhythmischen Bewegungen anzuführen. Ohne auf die chemisch-physikalische Hypothese BETHES über die Funktion der Nerven, noch auf den hypothetischen Tonusschalter v. UEXKÜLLS oder auf die Stoffwechselhypothese VERWORNs einzugehen, soll nur hervorgehoben werden, daß für meine Ergebnisse auch die UEXKÜLL-MATULASche Hypothese, auf die v. BUDDENBROCK in seiner Halterenarbeit so eindringlich hinweist, gute Erklärungsmöglichkeiten bietet.

Da, wie ich hoffe, durch meine Ausführungen die Bedeutung der Randkörper einigermaßen geklärt ist, so soll an dieser Stelle schon mit Nachdruck darauf hingewiesen werden, daß die Bezeichnung der Randkörper als Statocysten aufgegeben werden muß. Es liegt mir fern, ein neues Wort zu prägen; denn die alten Bezeichnungen: Randkörper, Randkolben, Sinneskolben, Randbläschen und Sinnesbläschen sind sehr treffend. Physiologisch betrachtet sind sie Nervenerregungsorgane, deren afferente Erregungen für die Tätigkeit der Muskulatur unbedingt notwendig sind. Unabhängig von den verschiedenen physiologischen Vorstellungen über die Prozesse in den nervösen Bahnen kann somit allgemein gesagt werden: Die von den Randkörpern hervorbrachten Erregungen geben den Hauptanlaß für die rhythmischen Kontraktionen.

II. Die Funktion der Augenflecke.

Wenn ich mich bei der Analyse der Funktion der Randkörper zugleich mit der der Augenflecke der Medusen beschäftigte, so geschah es, wie eingangs erwähnt, um dem Problem der Raumorientierung der Anthomedusen näher zu treten. Dies war nach den Ergebnissen über die Bedeutung der Randkörper um so dringender, da die Möglichkeit, das eigenartige Vikariieren von Sinneskolben und Ocellen dadurch zu erklären, daß beide Organe zur Raumorientierung dienen, durch die erkannte Bedeutung der ersteren lediglich als Nervenenergeorgane völlig hinfällig wurde. Zugleich zeigte aber ein Blick in die Literatur über den Lichtsinn der Medusen, daß man über denselben ganz unbestimmte Vorstellungen hatte. Nur wenige Worte findet man darüber bei der Behandlung des „Gesichtsinnes“ durch HESS im Handbuch der vergleichenden Physiologie. Etwas eingehender, aber völlig unklar, behandelt BAGLIONI im Kapitel über die Physiologie des Nervensystems die von Lichtreizen hervorgerufenen Reaktionen der Medusen. Ganz kritiklos interpretiert er die Bezeichnung „marginal bodies“ der amerikanischen Autoren mit „Randkörper“ und spricht daher nicht nur von „Randkörpern“ bei *Sarsia*, sondern macht zwischen diesen „Randkörpern“, die die pigmentierten Randanschwellungen der Anthomedusen sind, und den Randkörpern der Scyphomedusen keinen Unterschied. Ich muß dies scharf hervorheben, weil BAGLIONI auf Grund dieser falschen Voraussetzungen wiederum v. UEXKÜLL angreift; denn er sagt von der Feststellung v. UEXKÜLLS, daß der Randkörper ein „Rezeptionsorgan für mechanische Reize“ sei, folgendes: „Diese Auffassung UEXKÜLLS steht jedoch im offenen Widerspruch zu den oben erwähnten Versuchsergebnissen über die Lichtwirkung.“ Dieser Schluß BAGLIONIS ist aus folgenden Gründen völlig falsch:

1. v. UEXKÜLL stellte seine Versuche an *Rhizostoma pulmo* an. Da dies eine Scyphomeduse ist, ist die Bezeichnung Randkörper (= Lithocyste) dem heutigen Sprachgebrauche nach richtig.

2. Die ersten von BAGLIONI angeführten Experimente über die Wirkung des Lichtes auf Medusen sind die Untersuchungen von ROMANES. Dieser Forscher experimentierte mit *Sarsia*. Wenn er von dem Wegschneiden der „marginal bodies“ spricht, so können dies nicht — wie BAGLIONI interpretiert — „Randkörper“ im Sinne der Scyphomedusen sein, sondern es sind, wie EIMER und O. und

R. HERTWIG schon richtig übersetzten, die mit Ocellen versehenen Randanschwellungen.

3. BAGLIONI führt ferner die auf Lichtreize erfolgenden Reaktionen von *Gonionemus murbachii* gegen die Ergebnisse von v. UEXKÜLL ins Feld. *Gonionemus* ist eine Trachymeduse, die Randbläschen und Ocellen besitzt. Auch in der diesbezüglichen Arbeit von YERKES ist „marginal bodies“ nicht mit Randkörper zu übersetzen, wie es BAGLIONI tut, sondern es handelt sich auch hier um die pigmentierten Randanschwellungen, worauf MURBACH schon 1904 mit folgenden Worten hingewiesen hat: „But since they (YERKES u. AYER) describe these marginal bodies as heavily pigmented, and on the oral side of the medusa, it is probable they had in mind the subumbral papillae.“

Ein warnendes Beispiel möge uns diese Feststellung dafür sein, in wissenschaftlichen Arbeiten jede Bezeichnung und jeden Begriff möglichst korrekt zu fassen.

Was nun die eigentlichen Ocellaten selbst anbetrifft, so sind, abgesehen von der Angabe von SÄRS, nach der junge Ocellaten immer die belichtete Seite des Gefäßes aufsuchen sollen, die Feststellungen von ROMANES an *Sarsia* zu erwähnen. Dieser Forscher hatte nicht nur gefunden, daß sich auch *Sarsia* an der dem Licht zugewendeten Wand ansammelt, sondern daß Dunkelheit die spontane Bewegung des Tieres hemmt, Belichtung dieselbe dagegen anregt. Das, was außer den Untersuchungen von ROMANES über den Einfluß des Lichtes bei Ocellaten bekannt geworden ist, mag aus den folgenden Angaben von HESS entnommen werden: „MAST (1911) gibt an, daß *Bougainvillea superciliaris* genauer als irgendeine andere Meduse auf Licht reagiert, doch aber nicht genügend, um Schlüsse auf den Mechanismus ziehen zu können; sie schwimmen im allgemeinen in Zickzackbewegungen dem Lichte zu. Nach LOEB (1911) ruft bei *Polyorchis* (Meduse) plötzliche Verringerung der Lichtstärke Schwimmbewegungen hervor.“

Mit Spannung begann ich daher meine diesbezüglichen Untersuchungen an *Leuckartiara octana* (FLEMING, 1823). Dies ist nach HARTLAUB (1914) die früher fälschlich als *Tiara pileata* (*Turris vesicaria* A. MAYER 1910) bezeichnete Medusenart, die vor allem im Herbst auch bei Helgoland auftritt.

Aus der von HARTLAUB gegebenen „Beschreibung (nach Exemplaren von Helgoland)“ führe ich folgendes an: „Umbrella tief glockenförmig mit einem in der Form und Größe sehr wechselnden,

meist aber hohen Aufsatz der dorsalen Gallerte.“ (Zur besseren Vorstellung über den konischen, sehr variierenden Scheitelaufsatz verweise ich auf die wiedergegebenen Abbildungen Fig. M und N).

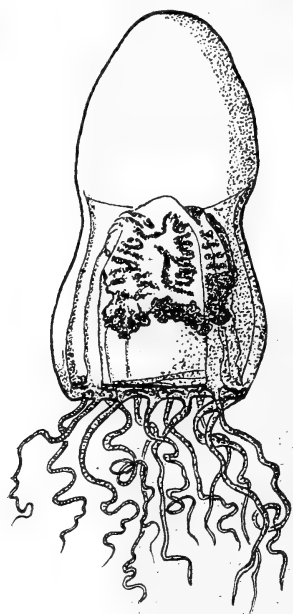


Fig. M. *Leuckartiara octana* (FLEMING). Fast ausgewachsenes Exemplar von Helgoland (nach HARTLAUB).

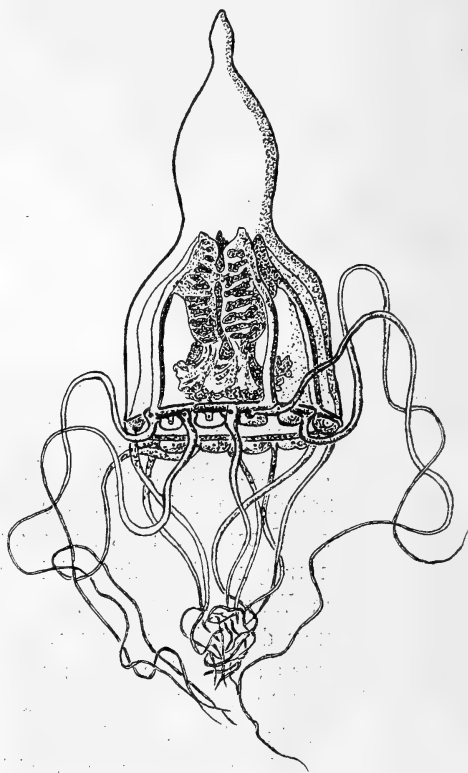


Fig. N. *Leuckartiara octana* (FLEMING) var. *smaragdina* HAECKEL. Exemplar von Nizza (nach HAECKEL, 1879) (aus HARTLAUB).

„Manubrium vierkantig, mit breiter Basis, von sehr wechselnder Größe, bisweilen den Scheibenrand erreichend und die Glockenhöhle stark ausfüllend. — Auf jeder der vier Magenseiten eine Gonade mit starker Faltenbildung. — Gesamtzahl der entwickelten Tentakel sehr selten über 16, bei ausnahmsweise großen, sehr alten Exemplaren bis zu 28, von denen aber nur ein Teil (etwa 20) eine ansehnlichere Länge erreicht. Zwischen diesen mehr oder weniger entwickelten Fangfäden eine Anzahl stummelförmig bleibender Tentakelanlagen. — Ein Ocellus auf dem Ende des exumbrellaren Schenkels der Tentakel-

basis, manchmal sehr wenig distinkt und in ein mehr oder minder ausgedehntes Feld von Pigmentgranulationen aufgelöst. Außerdem ein Ocellus von distinkter Form auf den stummelförmig bleibenden Tentakelanlagen (Ocellarkolben).“ Im Verlaufe meiner Untersuchung sah ich bald ein, daß mich das gestellte Problem zu zwei Hauptfragen führte, die hier nacheinander behandelt werden sollen.

1. Übt das Licht auf die Anthomedusen eine orientierende Wirkung aus?

Die über positive Phototaxis angestellten Versuche bestätigten zunächst die Angaben von Sars und Romanes. Nicht nur in einem Gefäße, das — parallel zum Lichteinfall am Fenster stehend — der Nachmittagssonne ausgesetzt wurde, sammelten sich die Tiere an der dem Licht zugewandten Seite an (Fig. O), sondern auch bei

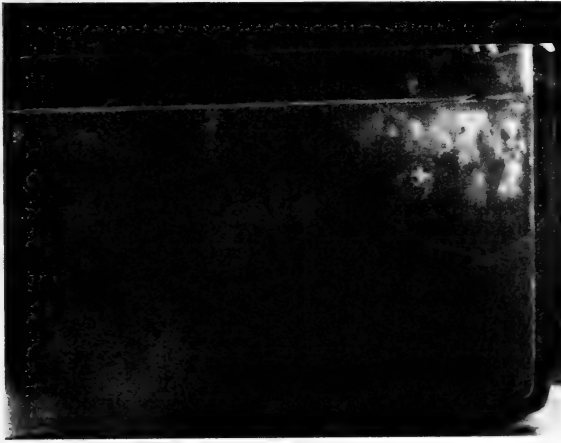


Fig. O. *Leuckartiara octana*. (Positive Phototaxis.)

Seitenbeleuchtung des Aquariums in der Dunkelkammer konnte beobachtet werden, daß sie positiv phototaktisch sind. Belichtete man nur die Hälfte des Aquariums, so drehten sich die Tiere, die bisher im beschatteten Teile herumschwammen, sobald sie an die Belichtungsgrenze kamen, korrekt zur Lichtquelle und schwammen auf dieselbe zu (Fig. P). Bei diesem Übergange konnte trotz der — wie schon oben erwähnt — mangelhaften Hilfsmittel eine Zunahme der Kontraktionen beobachtet werden; denn die gleiche Anzahl der Kontraktionen wurde im beschatteten Teile in a) $12\frac{1}{2}$ Sek.,

b) $20\frac{1}{2}$ Sek., c) 7 Sek. ausgeführt; in der helleren Hälfte dagegen schon in a) 10 Sek., b) $17\frac{1}{2}$ Sek., c) 5 Sek. Bei dieser Versuchsanordnung war nun aber zu beobachten, daß die Tiere nicht dauernd „an der Glaswand eine beinahe feste Masse“ (ROMANES) bildeten, sondern daß sie ohne weiteres wieder die Möglichkeit besaßen, in die beschattete Hälfte hineinzuschwimmen. Hierbei ließ sich feststellen, daß plötzlicher Übergang vom Licht zum Dunkeln nicht als Reiz wirkt. Man könnte, da ich mit einem kleineren Aquarium arbeitete und der beschattete vom belichteten Teile nicht durch eine scharfe Linie getrennt war, gegen meine Versuchsanordnung zunächst einwenden, daß es sich hier um keinen plötzlichen Übergang vom Licht zum Dunkeln handelt. Ich gebe dies sehr gern zu und will daher darauf hinweisen, daß auch Tiere, die plötzlich in die Dunkelkammer gebracht wurden, zunächst keine Veränderung in ihrem Verhalten zeigten. Da daraus einwandfrei hervorgeht, daß die Tiere auf verminderte Lichtintensität nicht sofort reagieren, folgt: Nur plötzliche Erhöhung der Lichtintensität wirkt als ein sofort reaktionsauslösender Reiz.

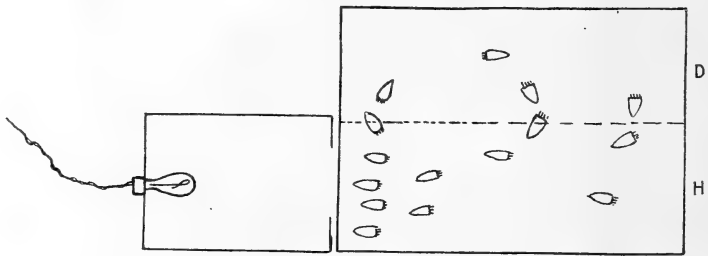


Fig. P. *Leuckartiara octana* bei Seitenbeleuchtung.

D dunkel. H hell.

Diese Ergebnisse sind von großem theoretischen Interesse. Ich bin mir wohl bewußt, daß die Seitenbeleuchtung einen Laboratoriumsversuch darstellt, der in der Natur nicht realisiert ist. Um so größer ist die Berechtigung aber, ihn gegen andere Laboratoriumsversuche ins Feld zu führen. Wie festgestellt, drehen sich die Tiere beim Übergange vom beschatteten in den belichteten Teil der Lichtquelle zu. Nichts liegt näher, als anzunehmen, daß dies im Sinne der Tropismenlehre LOEBS automatisch erfolgt, da bei ungleicher Belichtung der Augenflecke die Muskererregung ungleich ist. Ich pflichte ihm darin vollkommen bei, muß aber im Hinblick auf die Fähigkeit der Tiere, vom Hellen ins Dunkle zurück-

zuschwimmen, darauf hinweisen, daß auch in diesem Falle die Tropismenlehre nicht genügt, um das Verhalten der Tiere zu erklären; denn nach ihr müßten die Tiere stets symmetrisch zur Lichtquelle eingestellt bleiben und dürften also nicht fähig sein, durch Richtungsänderung in den beschatteten Teil zu schwimmen.

Ich komme nun zu der Frage, ob man nur aus der Feststellung, daß *Leuckartiara* positiv phototaktisch ist, irgendwelche Schlüsse ziehen kann, die mehr wären als ganz hypothetische Ansichten. Da auch in diesem Falle die Tropismenlehre zur Erklärung nicht genügt, so könnte man daran denken, im Sinne von FRANZ von der Phototaxis im Dienste der Schwärm- und Fluchtbewegung zu reden. Doch man ist in der Tierphysiologie noch nicht berechtigt, weitgehende Analogieschlüsse ohne weiteres zu ziehen. Man muß sich eben darüber klar sein, daß die großen Gesetze, die sicher trotz der so mannigfaltig differenzierten und unter so verschiedenen biologischen Verhältnissen lebenden Organismenwelt das ganze physiologische und psychologische Geschehen im Reiche der Tiere beherrschen, nicht so an der Oberfläche liegen, daß man sie mühelos erkennt. Will man im vorliegenden Falle ein Verständnis für die Tatsache der positiven Phototaxis bei *Leuckartiara* gewinnen, so muß man sich zunächst über gewisse biologische Momente klar sein. Als ein Tier der Hochsee lebt *Leuckartiara* unter physikalisch sehr einfachen Bedingungen. Da, wie aus dem Brechungsgesetz folgt, bei ruhiger Oberfläche die ins Wasser eintretenden Lichtstrahlen höchstens um $48\frac{1}{2}$ Grad von der Senkrechten abweichen können, so empfangen die Medusen das Licht einigermaßen vertikal von oben. Es liegt daher der Gedanke nahe, daß die physiologische Gleichgewichtslage der Tiere dadurch bedingt ist, daß dieselben unter dem Zwange der positiven Phototaxis stehen. Schon EHRENBURG hat sich in diesem Sinne geäußert; denn er meinte, daß bei der Stellung der Augen auf der Rückenseite (Exumbrella) die Bewegung der Medusen mit dieser Seite nach vorn organisationsgemäß nicht zufällig sei. Soll festgestellt werden, ob die Raumorientierung von *Leuckartiara* durch die Einstellung der Symmetrieachse in die Richtung der Lichtstrahlen gewährleistet ist, so kann dies nur durch einen Versuch mit Unterlicht erfolgen. Die Tiere müßten dann den Lichtstrückenreflex zeigen, d. h. sie müßten sich dem unter normalen Verhältnissen von oben kommenden Lichtstrahle zuwenden und mit dem dorsalen Scheitelaufsatz voran nach dem Boden des Gefäßes schwimmen. Führt man dieses Experiment mit *Leuckartiara*

aus, indem man die Hälfte des Aquariums von unten belichtet, so bietet sich einem ein überraschender Anblick. Die Tiere stoßen nicht in schräger Richtung nach unten auf die Lichtquelle zu, sondern begeben sich in den beleuchteten Teil und schwimmen hier normal, d. h. mit dem Scheitelaufsatz nach oben orientiert herum. Nur ganz vereinzelt ist zu sehen, daß ein Tier den Versuch macht, sich der Lichtquelle zuzudrehen; eine passive Rückdrehung korrigiert das Abweichen aus der Normallage aber sofort. Daraus geht hervor, daß *Leuckartiara* im stabilen Gleichgewichte schwimmt, und daß der Wirkung des Lichtes für die Gleichgewichtserhaltung nur eine sekundäre Rolle zukommt. Die Augenflecke der Anthomedusen haben somit in Bezug auf das Problem der Raumorientierung eine analoge Funktion wie die Augen der Krebse; denn obwohl bei diesen Tieren die physiologische Gleichgewichtslage durch die Statocysten völlig gewährleistet ist, dienen auch die Augen zur Gleichgewichtserhaltung, da die Tiere nach Entfernung der Statocysten den Lichtrückenreflex zeigen. Die Erkenntnis der wenn auch untergeordneten Bedeutung der Augenflecke der Anthomedusen für die Raumorientierung läßt vermuten, daß auch die bei einigen mit Randbläschen bzw. Randkörpern ausgestatteten Medusen vorhandenen Pigmentflecke eine ähnliche Funktion haben. Die geschilderten Versuche haben zusammenfassend folgendes ergeben: Das Licht hat einen gewissen Einfluß auf die Orientierung von *Leuckartiara*; denn die positive Phototaxis bewirkt normalerweise das Aufwärtsschwimmen und ist ein Hilfsmittel zur Erhaltung des Gleichgewichtes. Der primäre Faktor für die Gleichgewichtserhaltung, durch den dieselbe völlig gewährleistet wird, ist aber auch bei den Anthomedusen die spezifische Verteilung der Körpersubstanz. Zugleich hat die Beobachtung der Fälle, in denen die Tiere aus dem Dunkeln ins Helle schwammen, gezeigt, daß das Licht für *Leuckartiara* noch eine andere als bis zum gewissen Grade richtende Rolle spielt; denn die Medusen beantworten den Eintritt ins Helle mit einer größeren Kontraktionszahl. Dies wies darauf hin, daß auch hier etwas Ähnliches vorliegt, wie es von anderen Tieren, z. B. *Daphnia* und *Branchipus*, als „Tonusfunktion“ der Augen beschrieben worden war. Ich wurde somit zu der Frage geführt:

Welche Wirkung hat das Licht auf Anzahl und Stärke der Kontraktionen?

Die mit Bezug auf diese Fragestellung angestellten Experimente sollten bald sehr interessante Ergebnisse zeitigen. Zunächst be-

stätigte sich die Beobachtung, daß der plötzliche Übergang vom Dunkeln zum Hellen als ein Reiz wirkt, der nicht nur eine größere Frequenz, sondern auch eine zunehmende Stärke der Kontraktionen bedingt. Die Zunahme der Frequenz möge an Tabelle 7 näher erläutert werden. Die Feststellung erfolgte derart, daß für eine bestimmte Kontraktionszahl mit der Stoppuhr die Anzahl der nötigen Sekunden bestimmt wurde. Wichtig ist, was ich noch einmal besonders hervorheben will, daß die Tiere in der Dunkelkammer standen. Die Lichtintensitäten waren so weit vermindert, daß man beim Fixieren eines Tieres gerade noch imstande war, die Kontraktionen wahrzunehmen. Jede horizontale Spalte der Tabellen bezieht sich auf ein anderes Tier. In Tabelle 7b handelt es sich um die gleichen Tiere wie in Tabelle 7a, dieselben wurden nach den Versuchen in der Dunkelkammer plötzlich ans Tageslicht gebracht.

Tabelle 7a.

Plötzliche Belichtung mittels einer Taschenlampe.

Anzahl der Kontraktionen	Im Dunkeln Sekunden	Im Hellen Sekunden	Bemerkungen
40	48,16	44	13 Sek. — Tier sinkt unter stärkeren Kontraktionen 8 Sek. — s. o. sehr großes, schwächliches Tier
40	40	→	
40	45,92	→	
40	74,1	66,35	
40	47,2	42,2	
Durchschnitt:	51,07	s. Tabelle 7b	

Tabelle 7b.

Im Sonnenlichte.

Anzahl der Kontraktionen	Anzahl der Sekunden	Bemerkungen
40	38	sehr schwächliches, großes Tier
40	34	
40	37	
40	53	
40	41,2	
40	42,4	
40	37,7	
Durchschnitt:	39,64	

Tabelle 7c.

Anzahl der Kontraktionen	Anzahl der Sekunden	Bemerkungen
40	54,1	bei plötzlicher Belichtung mit Taschenlampe = 46 Sekunden
40	50,4	
40	53	
40	51,3	
Durchschnitt:	52,2	

Nach dem Experimente in der Sonne wurden die Tiere wieder in die Dunkelkammer gestellt. Nach etwa $1\frac{1}{2}$ Stunden wurden sie besichtigt, und hierbei wurde durch Stichproben die in Tabelle 7c wiedergegebene Anzahl der Kontraktionen ermittelt. Es erfolgte nun eine neue Belichtung durch die jetzt mit größerer Intensität strahlende Sonne. Die hierbei gemachten Beobachtungen sind in Tabelle 7d niedergelegt.

Tabelle 7d.

Zeit	Bemerkungen	Anzahl der Kontraktionen	Anzahl der Sekunden
2 h 47'	Das Aquarium wird am offenen Fenster der Wirkung der Sonnenstrahlen ausgesetzt. Durch die Bewegung des Gefäßes während des Transportes liegen die Tiere alle am Boden; denn sie sinken bei starker Bewegung der Wasseroberfläche ab.	40	41,4
		40	43
		40	40
2 h 53'	8 Tiere schwimmen an der Oberfläche herum. Ein Tier sank einen Augenblick.	40	36
		40	44,1
3 h 00'	6—7 Tiere schwimmen umher. Die am Boden liegenden Tiere zeigen krampfartige Kontraktionen.	40	40,4
3 h 25'	2 Tiere schwimmen nur noch umher; sie sinken immer nach sehr kurzer Zeit; sie vollführen schnelle und kurze Kontraktionen. Eines dieser Tiere steigt, führt 31 Kontraktionen aus, sinkt, steigt und fällt zu Boden, wo es sich krampfhaft bewegt. All dies geschieht in einer Zeitpause von nur 27,4 Sek.		
3 h 31'	Nur 1 Tier schwimmt herum. Nach derartig schnellen Kontraktionen folgen vielfach unrythmische Bewegungen, durch die das Tier sinkt. Es vollführt schließlich	40	27
4 h 55'	Das Aquarium wird nicht mehr von den Sonnenstrahlen getroffen. Die Tiere liegen alle am Boden.	40	17

Aus der Tabelle 7d geht somit hervor, daß zu starke Belichtung nicht nur krampfhaftige Kontraktionen hervorruft, sondern daß längere Einwirkung derselben einen schädigenden Einfluß ausübt. Daß es sich hierbei nicht um Wärmewirkungen handelt, geht daraus hervor, daß Tiere, die in der Dunkelkammer plötzlich mit einer Taschenlampe scharf beleuchtet wurden, dieselben krampfhaften Kontraktionen zeigten, durch die sie zu Boden sanken, wie es in Tabelle 7a auch schon vermerkt worden ist. Diese Beobachtung ist um so wichtiger, da sie zeigt, daß die geschilderte Erscheinung nicht durch eine absolute maximale Lichtintensität hervorgerufen wird. Der plötzlich eintretende Lichtreiz wirkt nur durch seine relative Intensitätssteigerung. Die Tatsache, daß selbst die Intensität einer elektrischen Taschenlampe derartige unrhythmische Kontraktionen hervorrufen kann, läßt aber einen noch wichtigeren Schluß zu. Diese Erscheinungen weisen darauf hin, daß *Leuckartiara* eine Adaptionfähigkeit besitzt. Die krampfhaften unrhythmischen Kontraktionen bei dem Eintreten einer plötzlichen Steigerung der Lichtintensität sind mit den Erscheinungen zu vergleichen, die EWALD bei Cladoceren gefunden hat und von denen er sagt: „Maximale Lichtreize führen zu „Schreck“reaktionen, die als summierte negative Reflexe aufzufassen sind. Der Reiz wird durch periodische Unterbrechung gesteigert. Erschütterungsreize können die gleiche Wirkung haben“. Auch der letzte Satz hat für *Leuckartiara* seine Gültigkeit; denn aus Tabelle 7d geht ja schon hervor, daß Erschütterung ein zu Boden Sinken hervorruft. Auch ROMANES gibt für *Sarsia* an, daß Tiere, die in einer halb mit Seewasser gefüllten Flasche heftig geschüttelt wurden, zunächst nicht nur die Spontanität, sondern auch die Reizbarkeit verloren. Die Übereinstimmung im Verhalten von *Leuckartiara* und den Cladoceren ist jedoch noch viel größer. Ich habe schon darauf hingewiesen, daß das Licht nicht nur einen Einfluß auf die Anzahl, sondern auch auf die Stärke der Kontraktionen hat. Daraus war sicher zu entnehmen, daß das Licht für die energetische Leistung der Muskulatur eine prinzipielle Bedeutung besitzt. Gestützt wurde diese Ansicht noch durch die in den Tabellen 8 und 9 wiedergegebenen Beobachtungen, wonach matte, wie leblos auf dem Boden des Gefäßes liegende *Leuckartiaren* durch Belichtung wieder die Kraft erlangten, sich zu kontrahieren und sogar an der Oberfläche herumzuschwimmen.

Tabelle 8.

Zeit	Bemerkungen
12 h 15'	In einem seit mehreren Stunden in der Dunkelkammer stehenden Gefäße liegen alle Tiere am Boden und kontrahieren sich kaum. Das Gefäß wird von 12 h 15' an in der Dunkelkammer elektrisch beleuchtet.
3 h 15'	Alle Tiere liegen am Boden.
4 h 00'	2 Tiere schwimmen oben herum und kontrahieren sich regelmäßig. (Min.: = 49 Kontraktionen.)
5 h 15'	Die Tiere liegen am Boden und kontrahieren sich. Das Gefäß wird dem Tageslichte ausgesetzt, so daß ein wenig Sonnenschein hineinfällt.
5 h 55'	4 Tiere schwimmen oben umher (Min.: = 47 Kontraktionen). 1 Tier kommt nach oben.
6 h 41'	Die letzten Sonnenstrahlen sind fort; 1 Tier schwimmt oben umher.

Tabelle 9.

Zeit	Bemerkungen
9 h 00'	Am Tage vorher geschöpfte Tiere, die von 9 h 00' abends in der Dunkelkammer gestanden haben, liegen alle am Boden des Gefäßes und machen einen leblosen Eindruck. Das Gefäß wird von 9 h 00' an dem Tageslichte ausgesetzt. Am Nachmittag wird es von Sonnenstrahlen getroffen.
4 h 45'	4 Tiere schwimmen oben umher.
5 h 30'	4 Tiere schwimmen oben umher (Min.: = 52 Kontraktionen). Der größte Teil der am Boden liegenden Tiere kontrahiert sich lebhaft.
abends	
6 h 40'	Die Sonnenstrahlen sind verschwunden; 2 Tiere schwimmen oben umher.
7 h 15'	1 Tier kontrahiert sich oben.

Die Tatsache, daß Tiere, die während einer Nacht in der Dunkelkammer gestanden hatten, am nächsten Morgen wie tot auf dem Boden des Gefäßes lagen, veranlaßte mich, den Einfluß von Lichtabschluß genauer zu prüfen. Ich verfuhr derart, daß ich zu dem Gefäße in der Dunkelkammer ein Kontrollgefäß am Fenster aufstellte. Um möglichst wenig Fehlerquellen zu erhalten, brachte ich die Tiere, selbst auf die Gefahr hin, daß sie sich weniger gut darin halten, in das filtrierte Aquariumwasser der Biologischen Anstalt; denn ich schaltete dadurch bis zu einem gewissen Grade die bei Licht erfolgende Sauerstofferzeugung durch das Phytoplankton aus. Beide Gefäße — in jedem befanden sich 25 Leuckartiaren — wurden mit einer Glasplatte bedeckt. Der Einfachheit halber soll das in die Dunkelkammer gebrachte Gefäß als Gefäß D, das am

Tabelle 10a.

Zeit	An der Oberfläche herumschwimmende Tiere		Bemerkungen
	Gefäß D	Gefäß H	
11 h 45'	25	24	Gefäß D: — „ H: 1 Tier liegt unten.
11 h 50'	25	23	Gefäß D: — „ H: 2 Tiere liegen unten.
12 h 00'	24	23	Gefäß D: 1 Tier schwimmt unten herum. Gefäß H: 2 Tiere schwimmen unten herum.
12 h 00'	—	—	Gefäß D wird in die Dunkelkammer, Gefäß H auf das Fensterbrett gestellt. Wetter: vollkommen bewölkt, kein Sonnenschein.
12 h 35'	24	23	Gefäß D: 1 Tier liegt unten. „ H: 2 Tiere liegen unten.
2 h 40'	19	22	Gefäß D: 6 Tiere liegen am Boden, sie kontrahieren sich wenig. Gefäß H: 3 Tiere kontrahieren sich unten.
3 h 40'	10	16	Gefäß D: 15 Tiere liegen unten; sie fangen bei Belichtung an, sich zu kontrahieren. Gefäß H: 9 Tiere liegen unten; der größte Teil kontrahiert sich lebhaft.
4 h 45'	9	20	Gefäß D: 16 Tiere liegen unten und kontrahieren sich bei Beleuchtung. Gefäß H: 4 Tiere liegen unten; 1 Tier sinkt.
5 h 45'	3	15	Gefäß D: 22 Tiere liegen unten; einige kontrahieren sich bei Belichtung. Gefäß H: 10 Tiere liegen unten; aber der größte Teil derselben kontrahiert sich lebhaft.
abends 7 h 00'	1	9	Gefäß D: 24 Tiere liegen unten; einige kontrahieren sich bei Belichtung. Gefäß H: 16 Tiere liegen unten.
7 h 45'	1	9	Gefäß D: Nur ein ganz kleines Tier schwimmt oben herum.
8 h 40'	0	8	
8 h 45'	—	—	Aus beiden Gefäßen wird zur Sauerstoffbestimmung eine Wasserprobe entnommen.
9 h 45'	—	—	Gefäß D wird mit elektrischer Tischlampe beleuchtet. Die Tiere fangen allmählich an, etwas lebhafter zu werden.
11 h 45'	1	0	Gefäß D: 1 Tier schwimmt oben umher (Min.: = 43 Kontraktionen). Gefäß H: steht noch am Fenster. Gefäß D und H bleiben während der Nacht am Fenster stehen.

Vor-
versuche
im Hellen

Fenster aufgestellte als Gefäß H bezeichnet werden. Der weitere Verlauf des Versuches soll in Tabelle 10 näher angegeben werden.

Tabelle 10b.
(Am nächsten Tage.)

Zeit	An der Oberfläche herumschwimmende Tiere		Bemerkungen
	Gefäß D	Gefäß H	
7 h 20'	—	—	Gefäß D } alle Tiere liegen am Boden; der größte „ H } Teil kontrahiert sich.
7 h 50'	—	—	Gefäß D: ein ganz kleines Tier schwimmt ein Stück empor.
8 h 10'	0	1	Gefäß H: 1 kleines Tier kontrahiert sich oben.
8 h 45'	0	3—4	Gefäß D: das ganz kleine Tier erhebt sich bis zur Hälfte, mitunter auch bis oben, sinkt jedoch immer wieder auf den Boden herab.
9 h 30'	0	4	Gefäß H: 43 Kontraktionen in der Minute.
10 h 12'	1	3	Gefäß D: ein ganz kleines Tier schwimmt oben umher.
10 h 50'	0	5	
11 h 57'	0	5	
2 h 00'			Gefäß D: wird vollkommen von den Sonnenstrahlen getroffen. Gefäß H: wird zur Hälfte von den Sonnenstrahlen getroffen.
2 h 00'	0	10	Gefäß D: Tiere kontrahieren sich am Boden.
2 h 20'	0	10	

Da ich für diese Versuche filtriertes Aquariumwasser benutzte, konnte es für ausgeschlossen gelten, daß die Einstellung der Kontraktionen im Gefäße D auf die bei Lichtabschluß nicht mehr erfolgende assimilatorische Tätigkeit des Phytoplanktons und die dadurch bedingte Verarmung des Wassers an freiem Sauerstoffe zurückzuführen sei. Der Sicherheit halber führte ich doch noch eine Bestimmung des Sauerstoffgehaltes auf chemischem Wege durch. Die Titrationen, die ich dank der liebenswürdigen Unterstützung von Herrn Dr. HAGMEIER-Helgoland ausführen konnte, ergaben, daß Gefäß D nicht weniger Sauerstoffgehalt wie Gefäß H aufwies.

Da diese erkannte Bedeutung des Lichtes für die Lebenstätigkeit der Anthomedusen theoretisch sehr wichtig ist, will ich noch auf zwei Angaben hinweisen, die ich nachträglich in der Literatur fand und deren Würdigung ich in diesem Zusammenhange für notwendig halte:

1. Die 1883 erfolgten Untersuchungen ENGELMANN'S an *Bacterium photometricum* haben in vieler Beziehung analoge Ergebnisse gezeigt. ENGELMANN schreibt: „Den Ausgangspunkt möge die fundamentale Tatsache bilden, daß die Bewegungen von *Bacterium photometricum* überhaupt nur durch Licht erweckt werden und einmal erweckt, bei Abschluß von Licht auch unter den sonst denkbar günstigsten Bedingungen wieder erlöschen.

Wurden dieselben Präparate, nachdem sie einige Stunden lang dem Licht ausgesetzt waren, wieder ins Dunkel gebracht, so nahm die Geschwindigkeit der Bewegungen allmählich ab. Nach einigen Stunden waren bewegliche Individuen nur noch ganz vereinzelt oder überhaupt nicht mehr aufzufinden. Sie stellten sich jedoch im Lichte bald in Menge wieder ein.

Der belebende Einfluß des Lichtes beruht nicht auf Sauerstoffentwicklung.

Das Licht äußert seine belebende Wirkung nicht momentan, sondern erst nach einer sehr merklichen Zeit („latente Reizung“).

Je kürzer der Aufenthalt im Dunkel gewährt hatte, um so schneller schienen die Bewegungen durchschnittlich wieder zu erwachen. Jedoch sah ich in mehreren seit über 4 Wochen zugeschmolzenen und 6 volle Tage im Dunkel belassenen Kapillarröhrchen bei Prüfung in konzentriertem Gaslicht einige Individuen schon vor Ablauf der ersten halben Minute ihre Bewegungen wieder aufnehmen.

Entsprechend der langsamen Entwicklung der bewegenden Wirkung des Lichts schwindet dieselbe auch nur langsam. Bakterien, die nach etwa 12stündigem Aufenthalt im Dunkel durch eine nur wenige Minuten währende Beleuchtung wieder in Bewegung gekommen waren, wurden aufs neue ins Dunkel gebracht und nach verschiedenen Zeiten bei möglichst schwachem Licht schnell geprüft. Es ergab sich, daß die letzten Bewegungen erst nach 1 bis 2 Stunden erloschen.

Bei lang anhaltender Einwirkung sehr gleichmäßigen starken Lichts kommen die meisten Bakterien zur Ruhe. Betrug diese Zeit einige Stunden, so blieben dann sehr viele auch unter beliebig

veränderten Bedingungen 2, 3 und mehr Tage lang sitzen, wobei sie keine merkliche Änderung erlitten, sich auch nicht teilten.“

2. Was die Tiere selbst anbetrifft, so beschreibt WOLF. F. EWALD eine bis zum gewissen Grade ähnliche Erscheinung an Cladoceren:

„Beobachtet man Daphnien in der Dunkelkammer bei rotem Licht, so ist die Verringerung der Amplitude ihrer periodischen Lokomotionen höchst auffallend. Die Tiere halten sich durch gleichmäßige Ruderschläge stets annähernd auf der Stelle, statt wie sonst mehr oder weniger lebhaft auf und ab zu schwimmen.“

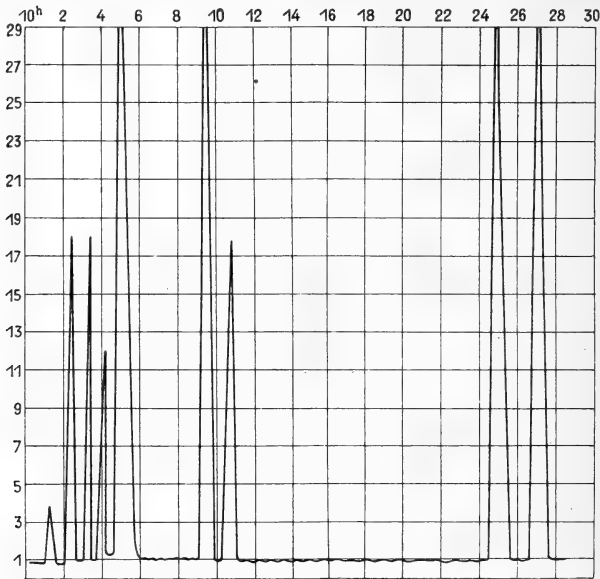


Fig. Q. *Leptodora hyalina*. Oberlicht.
10 h 11' Blende aus rotem Papier aufgedeckt.
10 h 23' Blende abgedeckt (nach EWALD).

Doch zwischen dem Benehmen von Cladoceren und *Leuckartiara* ist ein auch theoretisch wichtiger Unterschied. Wie aus der von EWALD festgestellten Kurve für *Leptodora hyalina* hervorgeht (Fig. Q), tritt die für Cladoceren beschriebene Reaktion bei Verdunkelung sofort ein; *Leuckartiara* dagegen reagiert, wie Tabellen 10a u. b zeigen, auf den Verdunkelungsreiz nur ganz allmählich. Ist das Tier aber einmal völlig zur Ruhe gekommen, so ist längere Einwirkung des Lichtes nötig, um wieder die zur Lokomotion nötigen kräftigen Kontraktionen hervorzurufen. Es scheint aber auch hier

eine Grenze für die Dauer der Verdunkelung gesetzt zu sein; denn wie Tabelle 10 zeigt, erholten sich die Tiere des Gefäßes D nicht mehr. An dieser Stelle will ich noch darauf hinweisen, daß die Tatsache, daß in der Mitternachtsstunde auch im Gefäß H sich keine Tiere mehr an der Oberfläche kontrahierten, keinen Schluß auf ein natürliches Verhalten der Tiere zuläßt; denn die zu dieser Zeit herrschenden Lichtintensitäten auf dem Meere sind nicht mit den minimalen Lichtreizen im Zimmer zu vergleichen, die noch dazu in schräger Richtung eintreten.

Die an *Leuckartiara* gewonnenen Ergebnisse sind von allgemeinem biologischen Interesse; denn die daraus zu ziehenden Schlüsse gehen über das als Tonusfunktion der Augen bezeichnete Problem hinaus. Hier treten Lähmungserscheinungen auf, die nicht zu vergleichen sind „mit den bekannten Erscheinungen der Lähmung durch Kälte und Wärme, Sauerstoffmangel oder Gift“, sondern die zu der schon oben erwähnten MATULASchen Hypothese führen. Die Behandlung des Problems der Bedeutung des Lichtes für die Anthomedusen ist für diese Hypothese besonders anregend, da bei den Medusen jener Fall realisiert ist, den MATULA theoretisch als Spezialfall angibt. Er sagt darüber folgendes:

„Eine afferente, von einem Rezeptor kommende Energie kann also zweierlei bewirken: 1. eine Energieerzeugung veranlassen, 2. einen Reflexvorgang auslösen, also potentielle Energie in die kinetische Energie einer afferenten Erregung verwandeln. Vielleicht kann ein und dieselbe afferente Erregung beides gleichzeitig ausführen.“

In den auf die Anthomedusen wirkenden Lichtreizen sind in der Tat afferente Erregungen gegeben, die sowohl imstande sind, Energie zu erzeugen, als auch die produzierte potentielle Energie in kinetische umzuwandeln. Die schwächeren Muskelkontraktionen und das allmähliche Abklingen derselben bis zur völligen Lähmungserscheinung bei im Dunkeln gehaltenen Tieren zeigen, daß sich auch bei den niedersten Metazoen schon das physiologische Problem der Koordination und das der Energetik, wenn auch noch einander bedingend, erkennen lassen. Die Anthomedusen realisieren aber nicht nur jenen Fall, bei dem ein und dieselbe afferente Erregung potentielle Energie erzeugt und diese zugleich in kinetische Energie umsetzt, sondern sie scheinen die Ansicht MATULAS zu bestätigen, daß in gewissen Teilen des Tierkörpers — sei es in den zentralen Teilen des Nervensystems oder in den Sinnesorganen selbst —

Energie gespeichert wird. Bei Ausschaltung der Lichtreize erfolgen die Kontraktionen von *Leuckartiara* nur auf Kosten dieser gespeicherten Energie. Im Verhältnis zu der Abnahme derselben sinkt die Lebhaftigkeit der Bewegung der Tiere. Nach erfolgter Verdunkelung muß die für die Lebensfunktion notwendige Menge von Energie erst wieder allmählich angesammelt werden, so daß die Tiere nicht sofort fähig sind, ihre gewöhnlichen Bewegungen aufzunehmen. War die Verdunkelung jedoch zu lange, so daß die gespeicherte Energie völlig verbraucht ist, so tritt damit anscheinend ein dauernder Stillstand der Bewegung ein.

Die Erkenntnis dieser am untersten Tierkreise der Metazoen festgestellten Tatsache leitet hinüber zu dem vergleichend physiologisch und psychologisch so wichtigen Problem der Bedeutung der Sinnesreize für den wachen Gehirnzustand. Ich gehe auf diese Frage hier ein, weil in neuerer Zeit die Wichtigkeit der Sinnesreize für den Wachzustand des Menschen geleugnet worden ist. Im Anschluß an die PFLÜGERSche Theorie des Schlafes hatte HEUBEL auf Grund seiner Experimente mit Fröschen 1877 schon behauptet, daß der wache Gehirnzustand von äußeren Erregungen abhängt. Er konnte zeigen, daß bei Fröschen, die unter Bedingungen versetzt wurden, wo die kontinuierlich auf das Gehirn wirkenden Erregungen der Empfindungsnerven von dem Gehirn plötzlich abgehalten wurden, der wache Gehirnzustand nicht fortbestehen konnte, sondern in Schlaf überging. Im gleichen Jahre veröffentlichte der Leipziger Kliniker STRÜMPELL einen „Beitrag zur Theorie des Schlafes“ und berichtete darin von einem in der Physiologie und Psychologie des Menschen klassisch gewordenen Falle. STRÜMPELL experimentierte mit einem hysterischen Menschen, der ausgedehnte Sinneslähmungen zeigte und eine besondere geistige Bildung nicht genossen hatte. Die gesamte Haut war für alle Qualitäten der Empfindung vollkommen anästhetisch; es lag ferner eine Amaurose des linken Auges und Taubheit des rechten Ohres vor, so daß dem Patienten als einzige Sinneswege nur das rechte Auge und das linke Ohr zur Verfügung standen. Wurden diese beiden Sinnesporten auch noch versperret, so daß das Gehirn von allen äußeren sensiblen Reizen isoliert war, „so ließen nach wenigen Minuten die anfänglichen Äußerungen der Verwunderung und die unruhigen Bewegungen nach, die Atmung wurde ruhig, regelmäßig — der Kranke war tief eingeschlafen“. Dieser Feststellung STRÜMPELLS legten u. a. VERWORN und E. BECHER bei der Besprechung des allgemeinen Seelenzustandes

des Schlafes eine große Bedeutung bei, und AALL äußert im Hinblick darauf bei seinem Versuche einer theoretischen Erklärung des Traumes auf Grundlage von psychologischen Beobachtungen: „Wir sind wach, weil uns die Welt unaufhörlich erweckt.“ Diese These, daß der Wachzustand durch Sinneseinwirkungen mitbedingt sei, greift PICKLER (1917) an. Er meint, die Tatsache, daß der STRÜMPPELLSche Patient nach Verbindung seines funktionierenden Auges und nach Verstopfung seines funktionierenden Ohres einschlieft, sei nur dann ein Beweis für das Bedingtsein des Wachzustandes durch Sinneseinwirkungen, wenn der Fall so steht, daß der auf diese Weise eingeschläfernte Patient auch nie erwachte, bevor diese Verschlüsse abgenommen wurden oder sonst eine Sinnesfunktion an ihm sicher festgestellt werden konnte. Da dies aber nicht der Fall war, sondern der Patient am Tage nach mehrstündigem Schlafe „von selbst“ aufwachte, so ist dieser Fall nach PICKLER im Gegenteil „ein sehr starker experimenteller Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür, daß der Wachzustand durch gleichzeitige erweckende Sinneseinwirkungen nicht bedingt ist“. Hiermit unterschätzt PICKLER nach meiner Meinung den Einfluß der Sinnesindrücke für den Wachzustand vollständig. Meine Versuche an *Leuckartiara* zeigen die Abhängigkeit der spontanen Bewegung von den äußeren Reizen in aller Schärfe. Diese Tatsache, die uns bei den niedersten Metazoen entgegentritt, hat aber auch bedingte Gültigkeit für den Menschen. Vom vergleichend physiologischen und psychologischen Standpunkte aus erkennt man, „daß mit der höheren morphologischen Organisation auch der für die Lebenserscheinungen im allgemeinen und für den Wachzustand im besonderen notwendige Komplex von Reizen komplizierter werden muß.

Für die Frage nach der Funktion der Sinnesorgane der Medusen ergibt sich aber folgendes: Nicht das Problem der Erhaltung des Gleichgewichts beherrscht diese Organe, sondern das Problem der Energetik. Die Aufgabe der Randkörper und der Ocellen ist es, die für die Muskelenergie notwendigen Erregungen zu liefern. Diese experimentellen Tatsachen weisen aber nicht nur auf den funktionellen Kausalzusammenhang hin, der im Vikariieren von Randkörpern und Ocellen liegt, sondern sie zeigen, daß auch in der Physiologie, wie es ROUX für die Entwicklungsmechanik gezeigt hat, der Satz nicht umkehrbar ist: Gleiche Ursachen haben gleiche Wirkungen.

3. Verwertung der physiologischen Ergebnisse für biologische Erkenntnis.

Im Anschluß an die mitgeteilten Untersuchungen soll nun noch versucht werden, aus den physiologischen Ergebnissen biologische Erkenntnisse zu schöpfen. Von der Tatsache ausgehend, daß eine bestimmte Lichtintensität für das normale Lebensgeschehen von *Leuckartiara* und wahrscheinlich für das der Anthomedusen im allgemeinen notwendig ist, folgt, daß nur mit Ocellen ausgestattete Medusen wahrscheinlich nicht in größeren Meerestiefen vorkommen können. Zu große Lichtintensitäten, die bei längerer Einwirkung schädlich sind, werden dadurch gemieden, daß sie krampfhaft, unrythmische Kontraktionen hervorrufen, durch die die Tiere sinken. Unmöglich ist es den Anthomedusen aber auch, sich dauernd in zu lichtarmen Regionen, wo sie ja auch zu einem Stillstand ihres Lebens kommen würden, aufzuhalten; denn unter dem Zwange der positiven Phototaxis stehend, werden sie stets das Licht aufsuchen. Starke Bewegung der Wasseroberfläche wird aber andererseits ein Absinken auslösen. Fragt man nun, inwieweit dieses theoretisch konstruierte biologische Bild durch die nur wenig vorhandenen biologischen Angaben gestützt ist, so will ich zunächst darauf hinweisen, daß das Absinken von Planktontieren durch eine ziemlich bewegte Wasseroberfläche jedem Biologen bekannt ist; denn Planktonfänge bei unruhiger See weisen nur ganz geringes Zooplankton auf. Die aus Laboratoriumsversuchen gewonnene Erkenntnis, daß die Anthomedusen eine gewisse Lichtintensität zum Leben gebrauchen, wird dadurch bekräftigt, daß die bisher durch Planktonexpeditionen aus größeren Tiefen bekannt gewordenen craspedoten Medusen nur Trachymedusen sind. An dieser Stelle ist auch die Angabe von HAECKEL über *Callitiara polyophthalma* zu erwähnen. Diese Meduse trägt ihre Tentakeln bald aufwärts, bald abwärts gerichtet. Stets ist aber die Wirkung des Lichtes auf die Augenflecke gewährleistet; denn *Callitiara* besitzt auf der äußeren Seite der Tentakelbasis einen hufeisenförmigen und auf der unteren Seite einen kreisrunden Ocellus. Was nun die Frage anbetrifft, ob sich das Gebiet, in dem die notwendige Lichtintensität herrscht, im Laufe des Tages sehr verschiebt, so daß dadurch vertikale Wanderungen der Anthomedusen bedingt sind, so erscheint mir dieses Problem noch nicht spruchreif; denn die in der Natur ausgeführten Untersuchungen über periodische Vertikalwanderungen sind noch zu gering. Für die An-

nahme, daß die Vertikalwanderungen durch eine Verschiebung der Grenze der notwendigen Lichtintensität bedingt sind, spricht die Beobachtung von LO BIANCO, die er während des letzten Vesuvausbruches machte. „Die während des Aschenregens herrschende Dunkelheit veranlaßte Planktonten und selbst Benthosformen zunächst zu einem Aufstieg in höhere Wasserschichten, so daß man an der Oberfläche am Tage Formen sehen konnte, die sonst zur Nachtzeit in diesen Schichten gefangen werden“ (STEUER). Auch Prof. MIELCK-Helgoland bestätigte mir im Verlaufe einer Unterhaltung die Tatsache, daß in der Nacht die Planktonorganismen, unter ihnen auch Medusen, in höheren Wasserschichten anzutreffen sind als am Tage. Den Einwand von V. FRANZ, daß die Tiere bei Tag den Fangapparat sehen und ihm entfliehen, bei Nacht ihn aber nicht sehen können, und daß darauf der Unterschied von Tag- und Nachtfängen beruht, wird wohl niemand für Medusen als stichhaltig anerkennen. Mit Bezug auf die Medusen möchte ich aber noch eine in der Literatur zu findende Angabe erwähnen, die dringend nachgeprüft werden müßte; denn sie würde wahrscheinlich Licht in das noch dunkle Problem der Vertikalwanderung bringen. In der „Forschungsreise in das europäische Eismeer 1889“ von KÜKENTHAL schreibt WALTER folgendes: "

„Wir beobachteten in der Hinlopenstraße mit absoluter Sicherheit ein ganz regelmäßiges Aufsteigen der nun als Golfstromformen uns bekannt gewordenen Medusen aus der Tiefe an die äußerste Wasseroberfläche zur Nachtzeit, ihr Herabsinken am Morgen, obgleich in Belichtung und Temperatur zur Hochsommerzeit hier nicht der geringste Unterschied zwischen Tag und Nacht eintrat . . . Das Faktum des nächtlichen Aufsteigens der Golfstrommedusen zur Zeit der hochstehenden Mitternachtssonne gewinnt Bedeutung, wenn wir dagegen halten, daß alle die Formen, welche sich gleichmäßig über die ganze Fläche, auch der kalten Stromgebiete, so über die ganze Olgastraße verteilen, nicht nur dort, sondern auch an den gleichen Stellen, wie jene Medusen, diese Eigenschaft absolut nicht verraten, sich vielmehr größtenteils in gleicher Menge, in allen Tiefenlagen, zu jeder Tagesstunde finden lassen.

Einige der hier gemeinten Tierarten aus der Crustaceengruppe der Amphipoden lassen noch ganz schwache Spuren jener den Medusen noch ausgeprägt zukommenden Eigenschaft erkennen. Von *Gammarus locusta* z. B. könnten wir angeben, daß er im allgemeinen etwas häufiger nachts an der Oberfläche auftritt, doch keineswegs

mit Regelmäßigkeit. Oft erschienen gerade die *Gammari* mitten am Tage auch in zahllosen Scharen ganz plötzlich an der Oberfläche.

Es bleibt hier kaum eine andere Erklärung übrig als anzunehmen, daß jene reinen Golfstromformen, die mit der warmen Strömung aus südlicheren Meeresteilen in noch nicht zu ferne zurückliegender Zeit eingeführt sind, noch in großer Zähigkeit an einer in den neuen Heimstätten gänzlich zwecklos scheinenden in südlicheren Strichen durchgängig üblichen Gewohnheit hangen“. „RÖMER konnte diese Beobachtung während der „Helgoland-Reise“ an Ctenophoren bestätigen“ (STEUER).

In diesen Berichten treten uns bis zum gewissen Grade neue Probleme entgegen, und es soll daher zurückschauend nur noch einmal mit Befriedigung festgestellt werden, daß die über Medusen vorhandenen biologischen Angaben nur geeignet sind, die gefundenen physiologischen Ergebnisse zu bestätigen.

III. Die Orientierung von *Gonionemus* und den Ctenophoren.

Wenn ich es anschließend an meine Untersuchungen unternehme, im folgenden auf die Orientierung von *Gonionemus* und auf die der Ctenophoren einzugehen, so bin ich mir wohl bewußt, daß meine Ausführungen rein theoretischer Natur sind. Es soll aber nicht nach Art eines Analogieverfahrens über die Orientierung dieser Tiere etwas ausgesagt werden, sondern die vorhandenen Untersuchungen sollen im Hinblick auf die durch die vorliegende Arbeit hervorgehobenen neuen Gesichtspunkte betrachtet werden, nach denen Randkörpern und Ocellen die Aufgabe zukommt, die für die Muskelkontraktionen nötigen Erregungen zu liefern. Ich halte dies für dringend nötig; denn die Orientierung von *Gonionemus* wird im Anschluß an die Arbeit von YERKES stets als sehr kompliziert hingestellt, und für die Ctenophoren wird auch heute noch die Gleichgewichtsregulierung durch den Sinnespol mit seinem Statolithen als bewiesen angesehen, obwohl MANGOLD schon darauf hingewiesen hat, daß nach dem Ausfalle der neueren Untersuchungen eine experimentelle Begründung für die Annahme, daß die Lithocyste ein spezifisches Sinnesorgan für die Perzeption von Schwerkraftreizen sei, fehlt.

1. Die Orientierung von *Gonionemus murbachii*.

Nicht nur zum besseren Verständnis der weiteren Erörterungen seien kurz die eigenartigen Lebensgewohnheiten dieses Tieres erwähnt, wie sie von YERKES, PERKINS und MURBACH beschrieben worden sind, sondern um vor allem auch die wichtigen Angaben

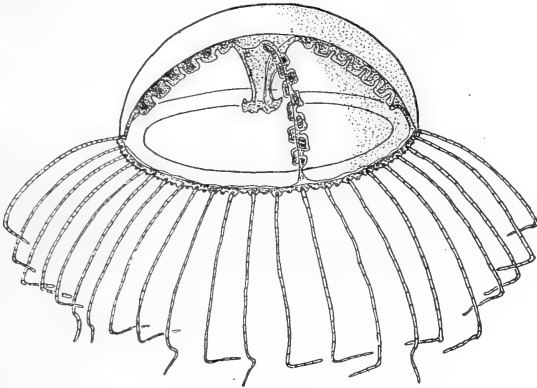


Fig. Ra.

Gonionemus murbachii (nach A. G. MAYER).

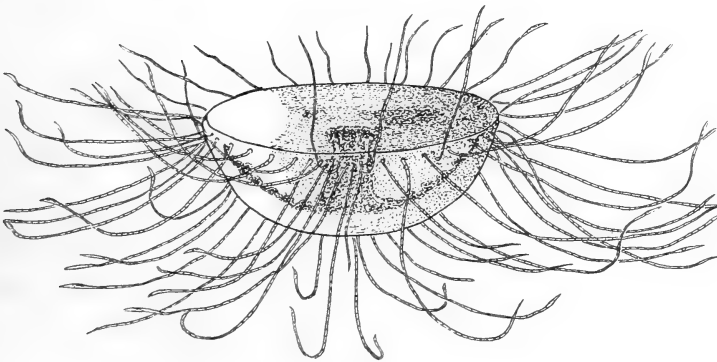


Fig. Rb.

Gonionemus, in umgekehrter Stellung mit weit ausgelegten Tentakeln abwärts treibend (nach PERKINS, 1903; aus JENNINGS).

des letzten Autors einmal hervorzuheben. Die Tiere sitzen vielfach mittels gewisser Haftwülste ihrer Tentakeln — die Subumbrella ist dabei dem Einfall der Lichtstrahlen zugekehrt — an den Pflanzen des Grundes oder an anderen Flächen fest. Beim Herannahen der

Dunkelheit werden sie in ihren natürlichen Schlupfwinkeln unruhig, sie geben die Anheftung auf und schwimmen mit der konvexen Fläche der Glocke nach oben und mit eingezogenen Tentakeln aufwärts nach der Wasseroberfläche hin (Fig. R). Steigt die Sonne höher, dann suchen sie wieder tiefere Wasserschichten auf. Werden die Tiere gestört, z. B. durch einen Wechsel der Lichtintensität, so schwimmen sie in allen Richtungen herum, stellen die Kontraktionen ein und bewegen sich passiv mit ausgebreiteten Tentakeln und umgekehrter Glocke abwärts. Hin und wieder zeigen die Tiere ein auffallenderes Benehmen; sie schwimmen fast vertikal zur Wasseroberfläche. Sobald sie diese erreicht haben, drehen sie sich um und schwimmen mit erschlaffter Glocke und weit ausgestreckten Tentakeln abwärts (Fig. R). Die Umdrehreaktion an der Wasseroberfläche ist nach MURBACH wahrscheinlich nur durch das Zurückprallen der Glocke bei der letzten unwirksamen Kontraktion bedingt. Während die früheren Autoren gerade diesen letzten „Kreis der spontanen Bewegung“ (JENNINGS) als die Bewegung von *Gonionemus* bezeichneten und sie mit dem Namen „fishing“ und „surface reaction“ belegten, spricht MURBACH von dieser Bewegung in vertikaler Achse ausdrücklich von einem „particular behavior“.

Fest steht, daß beim Aufwärtsschwimmen von *Gonionemus* die Exumbrella nach oben, beim Abwärtsschwimmen dieselbe aber nach unten zeigt. Es ist daher zunächst die Frage zu beantworten, wodurch es dem Tier ermöglicht ist, sich bald in der einen, bald in der anderen Lage zu halten?

a) Das Aufwärtsschwimmen ist aus folgenden Gründen möglich: Wohl ist die Gallerte am aboralen Pole dünn und nimmt zum Glockenrande hin an Stärke zu. Doch dieser minimale Unterschied — MURBACH spricht von „the slightly heavier apex of the bell“ — wird einigermaßen durch die 60 bis 80 schlanken, steifen Tentakeln ausgeglichen. Auf jeden Fall wird durch dieselben der Schwerpunkt ungefähr in die Mitte des Tieres verlagert, wenn nicht sogar noch tiefer. Damit ist aber ein Aufwärtsschwimmen gewährleistet.

b) Beim Abwärtssinken befindet sich das Tier im stabilen Gleichgewichte. Der Schwerpunkt der zurückgeschlagenen Tentakeln, die bei *Gonionemus* in kurzer Entfernung vom Glockenrande an der Exumbrella entspringen, dürfte sehr tief liegen, so daß der Schwerpunkt der Tiere sehr weit zum aboralen Pole verschoben wird. Aus den Lichtversuchen, die YERKES und MURBACH an dieser Meduse angestellt haben, geht folgendes hervor:

1. Unter experimentellen Bedingungen zeigt *Gonionemus* positive Phototaxis.

2. Wird *Gonionemus* in seiner Ruhelage gestört, so schwimmt es dem Lichte zu.

3. Starkes Licht schädigt *Gonionemus*; ein Einfluß von mehreren Stunden wirkt tödlich.

4. In seiner natürlichen Umgebung schwimmt *Gonionemus* weg, wenn das Licht stärker ist als das gewöhnliche Tageslicht.

5. Zunahme der Lichtstärke beantwortet *Gonionemus* stets mit einer lokomotorischen Reaktion der Glocke.

6. Stark pigmentierte Individuen reagieren auf Lichtreize kräftiger als schwach pigmentierte.

Zwischen diesen Reaktionen von *Gonionemus* und den von mir an *Leuckartiara* festgestellten erkenne ich keinen prinzipiellen Unterschied und muß im Anschluß an meine Ausführungen über *Leuckartiara* darauf hinweisen, daß mir die Beziehung des Verhaltens von *Gonionemus* zum Lichte nicht so außerordentlich kompliziert erscheint und ich mich nicht der Meinung JENNINGS' anschließen kann, daß die Lichtreaktion von *Gonionemus* in keiner Weise durch ein einfaches Gesetz ausgedrückt werden kann. Im Hinblick auf die fast analogen Reaktionen von *Gonionemus* und *Leuckartiara* neige ich daher zu der Ansicht, daß bei *Gonionemus* Ocellen vorhanden sein müssen. Wohl hat MURBACH festgestellt, daß bei *Gonionemus* die Subumbrella im allgemeinen für Lichtreize empfindlich ist, doch meine Annahme wird durch die von YERKES gefundene Tatsache verstärkt, daß stark pigmentierte Individuen kräftigere Reaktionen als schwach pigmentierte zeigen. Die physiologischen Ergebnisse weisen darauf hin, daß *Gonionemus* Lichtsinnesorgane hat. Aus diesem Grunde halte ich es für wahrscheinlich, daß die Pigmentflecke, die sich freilich als pigmentierte Exkretionsporen herausgestellt haben sollen, doch als Ocellen zu beanspruchen sind, wie es HAECKEL schon getan hat.

Mit Bezug auf die bei *Gonionemus* vorhandenen Randkörper soll noch erwähnt werden, daß auch die Angabe von MURBACH, „that these organs have little if anything to do with spontaneous movements“ einigermmaßen zu erklären ist, da bei dieser Trachymeduse Ocellen vorhanden sind. Es liegt die Annahme nahe, daß die Tiere nach dem Entfernen der Randbläschen infolge der in den Nervenringen gespeicherten und der von den Ocellen gelieferten Energie noch die Fähigkeit besitzen, ihre gewöhnlichen Bewegungen auszu-

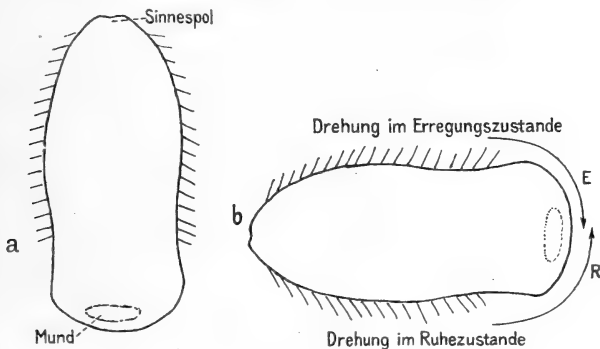
führen. Doch es soll noch einmal betont werden, daß es sich hier nur um theoretische Erörterungen handelt, die zeigen sollen, daß das Verhalten von *Gonionemus* noch einmal in qualitativer und quantitativer Hinsicht genau nachgeprüft werden muß.

2. Die Orientierung der Ctenophoren.

Wenn an dieser Stelle auch noch auf die Orientierung der Ctenophoren eingegangen wird, so geschieht es, weil trotz des Hinweises von MANGOLD, daß nach den vorliegenden Untersuchungen eine Beteiligung des Sinnespoles mit seinem Statolithen bei dem ganzen Vorgange der Gleichgewichtsregulierung äußerst zweifelhaft ist, in den Lehrbüchern — mit Ausnahme der „Vorlesungen über vergleichende Anatomie“ von BÜTSCHLI — die statische Funktion als sicher hingestellt wird. Selbst STECHE, der seinen „Grundriß der Zoologie unter dem Zeichen des Primats der Funktion gegenüber dem Bau der Organe“ stehen läßt, schildert eingehend, wie die einzelnen Federn des Sinnespoles durch den Statolithen in den verschiedensten Stellungen verschieden belastet werden und so befähigt sind, die Gleichgewichtslage zu erhalten. Hieraus ersieht man, wie sehr gerade der Sinneskörper der Ctenophoren durch die Untersuchung von VERWORN zu einem klassischen Darstellungsobjekt für die Statolithenhypothese geworden ist, obwohl weder VERWORN noch BAUER die Formveränderungen und Stellungen der Feder unter dem Druck und Zug des Statolithen haben beobachten können. Meine Ergebnisse über die Funktion der Randkörper der Scyphomedusen veranlaßten mich, die Statolithenhypothese der Ctenophoren kritisch zu würdigen. Ich gelangte dabei zu dem Resultate, daß auch der Sinneskörper der Ctenophoren wohl nur einen energetischen Einfluß auf die Tätigkeit der Schwimmplättchen hat; denn die VERWORNschen Beobachtungen stimmen sehr gut mit den von mir bei den Medusen gemachten überein. Ehe ich aber auf die Unhaltbarkeit der Statocystenhypothese für die Ctenophoren näher eingehe, soll erst eine Schilderung von der bisherigen Anschauung über die Raumorientierung der Ctenophoren gegeben werden:

„Steht die Hauptachse des Körpers senkrecht, so ruht der schwere Statolith auf allen vier Feldern gleichmäßig, dementsprechend ist der Reiz, der auf die acht Rippenstreifen ausgeübt wird, ein allseitig gleicher, und das Tier bewegt sich in vertikaler Linie nach unten. Sobald aber die Qualle irgendwie schräg oder horizontal zu liegen kommt, hängt der Statolith an der jeweils

oberen Feder, der Reiz auf die oberen Rippenstreifen verstärkt sich und der beschleunigte Schlag ihrer Ruderplättchen führt den Organismus in seine Normallage zurück. Der ganze Bewegungsapparat erscheint also auf den ersten Blick hin äußerst einfach, und es würde sich kaum lohnen, ihn eingehender zu betrachten, wäre er nicht in sehr eigentümlicher Weise kompliziert. *Beröe* besitzt nämlich zwei verschiedene Gleichgewichtslagen. Die erste, die wir bereits betrachteten, mit dem Sinnespol nach oben (Fig. Sa), ist die sogenannte Erregungsstellung. Sie wird eingenommen, wenn das Tier, das vorher an der Oberfläche des Meeres weilte, durch zu starke Belichtung, Wellenschlag usw. gestört wird. Da die Ruder-

Fig. S. *Beröe*.

plättchen stets nach dem Sinnespol zu schlagen, ist von dieser Stellung aus nur eine Bewegung nach unten, also in ruhigeres Wasser möglich. Die zweite Gleichgewichtslage, mit dem Munde nach oben, bei welcher das Tier nur nach oben schwimmen kann, ist die Ruhestellung. Nun ist es ganz klar, daß die Qualle, wenn man sie schräg oder horizontal hinlegt, sich verschieden verhalten muß, je nach dem physiologischen Zustand, in welchem sie sich befindet. Im Erregungszustand muß sie (Fig. Sb) eine Drehung im Uhrzeigersinn ausführen (Pfeil E), im Ruhezustand eine solche entgegen dem Uhrzeiger (Pfeil R), und es erhebt sich nun die Frage, wie der so einfach gebaute Statocystenapparat eine solche doppel-sinnige Reaktion auslösen kann. Die neuesten Untersuchungen hierüber (v. BAUER, 1910) haben nun das folgende ergeben: Mechanische Reize, und in diese Kategorie gehört natürlich auch der von der Statocyste ausgehende Reiz, wirken im Erregungszustande des Tieres fördernd auf die nächst betroffenen Ruderplättchen,

im Ruhezustande dagegen hemmend. Bei horizontaler Lage des Tieres wird also im Ruhezustande der Schlag der oberen Rippenplättchen aufhören, der der unteren also überwiegen, so daß die erwähnte Drehung entgegen dem Uhrzeiger zustande kommt, während im Erregungszustand, obgleich der von der Statocyste herrührende Reiz genau der gleiche wie vorher ist, die oberen Plättchen stärker schlagen wie die unteren“ (v. BUDDENBROCK).

Anschließend möchte ich zunächst darauf hinweisen, daß man nach der jetzt üblichen Beschreibung der Orientierung der Ctenophoren zu der Ansicht kommt, daß diese Tiere nur zu vertikal gerichteten Bewegungen fähig sind; denn bei jedem Abweichen aus einer der Gleichgewichtslagen soll infolge der Verschiebung des Statolithen automatisch die betreffende Gleichgewichtslage wieder hergestellt werden.

Diese Darstellung aber ist völlig falsch! VERWORN selbst schreibt darüber: „Wenn die Tiere lebhaft schwimmen, so kann man sie in der Tat bald in geradliniger, bald in kreisförmigen, bald in verschlungenen Bahnen wechselnd sich bewegen sehen und bei genauer Beobachtung erkennt man leicht den Grund dieses Wechsels in der wechselnden Energie, Tätigkeit oder Ruhe der Rippen.“ Da VERWORN diese unregelmäßigen Schwimmbewegungen, „wie sie die mitten im Wasser schwimmenden Ctenophoren stets charakterisieren“, durch die Autonomie der Flimmerelemente erklärt, die Regulierung derselben Flimmerelemente aber andererseits durch die aktive Bewegung der Aufhängefedern des Statolithen bedingt sein soll, so ist hierin schon ein schwerwiegendes Argument gegen die Gleichgewichtshypothese gegeben. Ein anderer schwerer Einwand, auf den MANGOLD ausdrücklich hingewiesen hat, ist die Feststellung BAUERS, daß die reflektorische Hemmung und Erregung des Plättchenschlages auch nach Abtragung des Sinnespoles noch unverändert fortbesteht. „Wenn also nach diesen Versuchen die von VERWORN zuerst beobachtete doppelte Art der senkrechten Gleichgewichtseinstellung der Beroiden dadurch zustande kommt, daß bei der Störung der Gleichgewichtslage die Flimmerplättchen der gereizten (oberen) Körperseite das eine Mal gehemmt, das andere Mal gereizt werden (je nach dem Erregbarkeitszustande des Tieres), so erscheint eine Beteiligung des Sinnespoles mit seinem Statolithen bei dem ganzen Vorgange der Gleichgewichtsregulierung äußerst zweifelhaft“ (MANGOLD). Für das Schweben in der einen oder der anderen Gleichgewichtslage ist der Besitz eines statischen Organes erst recht nicht

nötig; denn auch die Meduse *Gonionemus* für die MURBACH ja nachgewiesen hat, daß die Randkörper keine Statocysten sind, kann in zwei verschiedenen Gleichgewichtslagen schwimmen. Im Gegensatz zu MANGOLD bin ich der Meinung, daß auch selbst die Versuche VERWORNs an *Eucharis multicornis* und *Bolina hydatina*, wo nur der Statolith und nicht das ganze Sinnesorgan entfernt wurde, nicht für eine statische Funktion sprechen. Daß nach der Entfernung des Sinneskörpers bei *Eucharis* und *Bolina* keine Gleichgewichtseinstellung mehr zu beobachten ist, ist dadurch bedingt, daß die einzelnen Plättchenreihen vollkommen unregelmäßig schlagen. Wie richtig diese Darstellung ist, geht daraus hervor, daß VERWORN an *Beroë ovata* folgende Beobachtung machte: „Dagegen kam, wenn die Tätigkeit aller Rippen, was bei operierten Tieren besonders auffällt, oft lange Pausen erfuhr, bisweilen die passive Senkrechstellung, infolge der spezifischen Gewichts differenzen beider Körperpole vor.“

Auf Grund dieser Überlegungen komme ich zu folgender Darstellung der Orientierung der Ctenophoren: Die Gleichgewichtseinstellung der Ctenophoren ist mechanisch bedingt. Der Schlag der Wimperplättchen wird in qualitativer Hinsicht je nach der Stellung der Tiere im Raume nicht vom Sinneskörper reguliert, sondern er ist auch bei schräger Lage des Tieres in allen acht Rippen gleich stark. Infolge des passiven Drehmomentes wird das Tier trotzdem die senkrechte Gleichgewichtslage erreichen. Mit dieser Darstellung stimmen die Beobachtungen an operierten Tieren völlig überein. Daß es bei diesen vielfach nicht zur Einstellung in die Gleichgewichtslage kommt, wird dadurch hervorgerufen, daß das Zusammenarbeiten zwischen passivem Drehmoment und Schlag der Wimperplättchen, das ja zur Aufrichtung führt, gestört ist. Das Drehmoment bleibt bestehen, doch der gleichmäßige Plättchenschlag ist im allgemeinen nicht mehr vorhanden. Infolge stärkerer Bewegung irgend einer Plättchenreihe wird stets ein aktives Drehmoment nach irgend einer Seite gegeben. Dieses hat aber den Effekt, daß es das passive Drehmoment stört und die Einstellung in die Gleichgewichtslage verhindert. An dieser Erklärung muß man vorläufig festhalten, denn bisher ist es nicht bewiesen, daß das Sinnesorgan der Ctenophoren die für ein statisches Organ charakteristische Funktion ausübt.

Wirft man nun die Frage auf, welche Funktion dem Sinnesorgan der Ctenophoren zukommt, so glaube ich, daß die Randkörper

der Medusen und der Sinneskörper der Ctenophoren eine annähernd analoge Funktion haben. So wie die Medusen sich nach der Seite mit erhaltenem Sinneskolben drehen, so bewegen sich Ctenophoren, denen einige Rippen an ihrer oberen Ursprungsstelle durchschnitten sind, im Kreise herum, indem der Sinnespol nach der Seite der schlagenden Rippen vorangeht. Für eine Erregungsfunktion des Sinneskörpers spricht auch die Tatsache, daß an Plättchenreihen, die nicht mehr mit dem Sinneskörper verbunden sind, längere Ruhepausen auftreten.

Auf Grund dieser meiner Ausführungen komme ich somit zu der Annahme, daß auch der Sinneskörper der Ctenophoren keine statische, sondern eine energetische Funktion hat. Mögen auch diese Erörterungen nur ein Hinweis darauf sein, daß neue physiologische und histologische Untersuchungen nötig sind, um ein klares Bild von der Funktion des Sinneskörpers der Ctenophoren zu erhalten.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Die Randkörper von *Cyanea capillata* und *Chrysaora hysoscella* und wahrscheinlich die aller Medusen sind keine Statocysten.
2. Die Medusen weisen eine Orientierung zur Schwerkraft auf, die durch keine Reflexe, sondern durch die Verschiedenheit im spezifischen Gewicht von Subumbrella und Manubrium einerseits und der Gallerte der Exumbrella andererseits bedingt ist.
3. Den Randkörpern kommt die Funktion der nervösen Erregung zu.
4. Die Randkörper haben einen großen Einfluß auf die Frequenz und die Stärke der Kontraktionen.
5. Die von den Randkörpern hervorgerufenen Erregungen geben den Hauptanlaß für die rhythmischen Kontraktionen.
6. *Leuckartiara octana* ist positiv phototaktisch.
7. *Leuckartiara octana* zeigt keinen Lichttrückenreflex.
8. Plötzliche Erhöhung der Lichtintensität wirkt als ein sofort reaktionsauslösender Reiz.
9. Bei relativ hohen Lichtintensitäten treten krampfartige Zuckungen auf, die ein Absinken des Tieres zur Folge haben.
10. Verminderung der Lichtintensität wirkt nicht als sofort reaktionsauslösender Reiz.
11. Längere Verdunkelung verursacht Einstellung der Kontraktionen.

12. Die Funktion der Ocellen ist der der Randkörper analog.

13. Die physiologischen Ergebnisse werden durch die vorhandenen biologischen Angaben bestätigt.

14. Zwischen den Reaktionen der Trachymeduse *Gonionemus* und den von *Leuckartiara* besteht kein prinzipieller Unterschied.

15. Die kritische Würdigung der Literatur über die Funktion des Sinneskörpers der Ctenophoren legt den Gedanken nahe, daß Randkörper der Medusen und Sinneskörper der Ctenophoren annähernd analoge Funktion haben.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im August und September des Jahres 1920 auf der Preußischen Biologischen Anstalt — Helgoland ausgeführt. Den Angehörigen dieser Anstalt, besonders aber den Herren Prof. MIELCK und Dr. HAGMEIER danke ich für die mir gewährte freundliche Unterstützung bei der Beschaffung des nötigen Materials. Vor allem bin ich aber meinen hochverehrten Lehrern — Herrn Geheimrat Prof. HEIDER für das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, Herrn Dr. P. SCHULZE für so manchen Hinweis auf literarische Hilfsmittel, vor allem aber Herrn Prof. v. BUDDENBROCK für die Anregung zu diesen Studien und die stete liebenswürdige Unterstützung derselben — zu großem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- AALL, A., Der Traum. Versuch einer theoretischen Erklärung auf Grundlage von psychologischen Beobachtungen, in: *Ztschr. Psychol. Physiol.*, Vol. 70, 1914—1915.
- BAGLIONI, S., *Physiol. des Nervensystems*, in: WINTERSTEIN, *Handb. vergl. Physiol.*, Vol. 4, Jena 1913.
- BAUER, V., Über die anscheinend nervöse Regulierung der Flimmerbewegung bei den Rippenquallen, in: *Ztschr. allg. Physiol.*, Vol. 10, 1910.
- BECHER, E., *Gehirn und Seele*, Heidelberg 1911.
- BERGMANN, C. u. R. LEUCKART, *Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreiches*, Stuttgart 1855.
- BETHE, A., *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems*, Leipzig 1903.
- , Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere, in: *Festschr. HERTWIG*, 1910.
- BONNIER, P., *Sur les fonctions otolithiques*, in: *Soc. Biol.*, 1893.
- , *L'orientation*, 1900.
- BRANDT, J. F., Ausführliche Beschreibung der von C. H. MERTENS auf seiner Weltumsegelung beobachteten Schirmquallen, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg* (6), *Sc. nat.*, Vol. 2, 1838.
- V. BUDDENBROCK, W., Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 33, *Physiol.*, 1912 bis 1913.
- , Orientierung der Krebse im Raum, *ibid.*, Vol. 34, 1913—1914.
- , Die Beziehung der tierischen Organismen zur Schwerkraft, in: *Naturw.*, 1914, Heft 19.
- , Die vermutliche Lösung der Halterenfrage, in: *PFLÜGER's Arch.*, Vol. 175, 1919.

- CLAUS, C., Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen, Wien 1877.
- DEEGENER, P., Lebensweise und Organisation, Berlin 1912.
- DELAGE, Y., Sur une fonction nouvelle des otocystes, in: Arch. zool. exp. (2), Vol. 5, 1887.
- DU BOIS REYMOND, R., Physiologie der Bewegung, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 3, 1. Hälfte.
- EIMER, TH., Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht, Tübingen 1878.
- ENGELMANN, TH. W., Über die Funktion der Otolithen, in: Zool. Anz., Vol. 10 (1887).
- , Bacterium photometricum, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 30 1883.
- ESCHSCHOLTZ, FR., System der Acalephen, Berlin 1829.
- EWALD, WOLFG. F., Über Raumorientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen, in: Biol. Ztrbl., Vol. 30 1910.
- FRANZ, V., Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere, in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Physiol., 1912 bis 1913.
- GAEDE, H. M., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Medusen, Berlin 1816.
- GEGENBAUR, C., Bemerkungen über die Randkörper der Medusen, in: Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1856.
- HAECKEL, E., Das System der Medusen, 1879—1881.
- HARTLAUB, CL., Craspedote Medusen, in: Nord. Plankt., 17. Liefg.
- , Cyanea capillata und Chrysaora hysoscella, in: Tier- und Pflanzenleben der Nordsee, 1914.
- HERTWIG, O. u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, Leipzig 1878.
- V. HESS, C., Gesichtssinn, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 4.
- HESSE-DOFLEIN, Tierbau und Tierleben, Vol. 2, Leipzig 1914.
- HEUBEL, E., Über die Abhängigkeit des wachen Gehirnzustandes von äußeren Erregungen, in: PFLÜGER's Archiv, Vol. 14.
- JENNINGS, H. S., Das Verhalten der niederen Organismen, 1910.
- JOURDAN, E., Die Sinne und die Sinnesorgane der niederen Tiere, 1891.
- KAFKA, G., Einführung in die Tierpsychologie, Leipzig 1914.
- KRUCKENBERG, C. F. W., Über den Wassergehalt der Medusen, in: Zool. Anz., 1880.
- KÜHN, A., Coelenterata, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreiches, Vol. 2, Abt. 2.
- , Die Orientierung der Tiere im Raum, Jena 1919.
- KÜKENTHAL, W., Forschungsreise in das europäische Eismeer 1889, Bremen 1890.

- LOEB, J., *Forced Movements, Tropisms and Animal Conduct*, Philadelphia 1918.
- LOVÉN, S. L., Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Campanularia* und *Syn-coryne*, in: *Arch. Naturg.*, 1837, Vol. 1.
- LUBBOCK, J., *Die Sinne und das geistige Leben der Tiere*, Leipzig 1889.
- MAAS, O., *Coelenterata*, in: *Handwörterb. Naturw.*, Vol. 2, 1912.
- MANGOLD, E., Gehörsinn und statischer Sinn, in: *WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol.*, Vol. 4.
- MATULA, J., Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems bei Insekten, in: *PFLÜGER's Arch.*, Vol. 138.
- MAYER, A. G., *Medusae of the World*, Washington 1910.
- MURBACH, L., The Static Function in *Gonionemus*, in: *Amer. Journ. Physiol.*, Vol. 10, 1904.
- , Some Light Reactions of the Medusa *Gonionemus*, in: *Biol. Bull. Woods Hoole*, Vol. 17, 1909.
- NAGEL, W., Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten, in: *PFLÜGER's Arch.*, Vol. 54, 1893.
- PIKLER, J., *Sinnesphysiologische Untersuchungen*, Leipzig 1917.
- RAY LANCESTER, E., *A Treatise of Zoology*, 1900.
- ROMANES, G. J., Further Observations of the Locomotor System of Medusae, in: *Philos. Transact. Roy. Soc. London*, 1877, Vol. 16.
- RUPPIN, E., Die Bestimmung des Sauerstoffgehaltes. *Abhandl. 2*, aus: *Wiss. Meeresunters. (N.F.)*, Vol. 14, Kiel.
- v. SIEBOLD, TH., *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*. Berlin 1848.
- STEUER, A., *Planktonkunde*, 1910.
- STRÜMPFELL, A., Beiträge zur Theorie des Schlafes, in: *PFLÜGER's Arch.*, Vol. 15, 1877.
- TSCHACHOTIN, Die Statocyste der Heteropoden, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 90, 1908.
- v. UEXKÜLL, J., Die Schwimmbewegungen von *Rhizostoma pulmo*, in: *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Vol. 14, 1901.
- VERWORN, M., *Die Mechanik des Geisteslebens*, Berlin 1919.
- , Gleichgewicht und Otolithenorgan, in: *PFLÜGER's Arch.*, Vol. 50, 1891.
- YERKES, R., A Study of the Reactions and Reaction Time of the Medusa *Gonionema Murbachii* to Photic Stimuli, in: *Amer. Journ. Physiol.*, Vol. 9, 1903.



Neue Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der Preis für die angezeigten Bücher ergibt sich durch Verrückung der hinter dem Titel stehenden Grundzahl (Gr.-Z.) mit der jeweils geltenden und je nach dem Markiert sich verändernden Schlüsselzahl (S.-Z.). Die für gebundene Bücher sich ergebenden Preise sind nicht verbindlich. Bei Lieferung nach dem Ausland erfolgt Berechnung in der Währung des betr. Landes.

Lehrbuch der Zoologie für Studierende. Von Dr. **J. E. V. Boas**, Prof. der Zoologie an der Kgl. landwirtschaftlichen Hochschule in Kopenhagen. Neunte. Auflage. Mit 683 Abbildungen im Text. XI, 735 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 14.—, geb. 17.—

Zoologisches Zentralblatt: Das Buch hat die Berechtigung seines Bestehens durch seine weite Verbreitung bewiesen und bedarf keiner neuen Empfehlung.
A. Schuberg, Berlin-Großlichterfelde.

Forst- und Jagdzeitung, Juli 1920: . . . Daß auch sonst das Lehrbuch des Kopenhagener Zoologen auf der Höhe der Zeit steht, bedarf wohl kaum der Erwähnung.
Prof. Dr. Wolf, Eberswalde.

Naturwissenschaftl. Monatshefte 1920, Heft 4/5: . . . Die hohe Auflageziffer beweist am besten, welche Bedeutung ihm für die Ausbildung der Studierenden zukommt. Es ist unübertroffen und unentbehrlich und beansprucht seinen Platz in der Bibliothek jedes Naturwissenschaftlers.
C. W. Schmidt.

Anleitung zu makroskopisch-zoologischen Uebungen. Von Dr. **H. F. Nierstrasz**, Professor und Dr. **G. Chr. Hirsch**, Privatdozent an der Reichsuniversität zu Utrecht.

Heft 1: **Wirbellose Tiere.** VII, 103 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 1.50. geb. 3.50

Dieser Führer weicht in vielen Punkten von den sonst gebräuchlichen ab. Er behandelt nur wenige Tiere, diese aber werden tiefer makroskopisch durchgearbeitet als gewöhnlich. Ferner fehlen die Abbildungen; die Aufgabe der Anleitung ist nämlich, sehen zu lehren; die Bilder sollen vom Studierenden selbst gesehen und nicht nachgezeichnet werden. So gibt dieses Buch nicht eine Beschreibung des betreffenden Tieres, sondern eine Anleitung, selbständig Bild für Bild zu entwerfen. Damit kehren die Verfasser bewußt zur alten Methode der zoologischen Arbeit zurück, weil sie die beste Grundlage gibt.

Das zweite Heft über „Wirbeltiere“ wird 1923 erscheinen.

Grundzüge einer Stammesgeschichte der Haustiere. Von Dr. **Otto Antonius**, Priv.-Doz. a. d. Univers. u. Hochschule für Bodenkultur in Wien. Mit 144 Abbild. im Text. XVI, 363 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 6.—, geb. 8.50

Inhalt: **Allgemeiner Teil:** I. Quellengebiete der Haustiergeschichte. Zoologie, Prähistorie und Archäologie. Tierdarstellungen. Sprachwissenschaft. Völkergeschichte. — II. Bemerkungen über Veränderungen durch die Domestikation. Größe, Schädelbildung. Unterschiede im übrigen Skelett. Histologische und physiologische Veränderungen. Farbe. — **Spezieller Teil:** III. Hund, Die Wildhunde. Die Umformung des Caniden-Schädels durch die Domestikation. Die „Stämme“ der Haushunde. Die Abstammung der ältesten Haushunde. — IV. Die Rinder. Die Systematik der Wildrinder. Die Umformungen der domestizierten Wildrinder. Die Wildformen der Unterartung Bos im engeren Sinne. Die ältesten Hausrinder und ihre Abstammung. — V. Schaf und Ziege. Systematik der wildlebenden Formen. Die Unterscheidungsmerkmale der Hausschafe. Die prä- und frühhistorischen Hausschafe. — VI. Schwein. Die Wildschweine. Die ältesten Hausschweine. — VII. Pferd und Esel. Die Wildpferde. Die Herkunft des Hausesels. Die ältesten Hauspferde. Maultier und Maulesel. — VIII. Kamele und Lamas. — Sachregister.

Das vorliegende Buch beschränkt sich auf jene Haustiere, bei denen man wirklich von einer Stammesgeschichte sprechen kann und zeichnet sich vor ähnlichen Publikationen dadurch aus, daß es in erster Linie auf eigenen Untersuchungen aufgebaut ist. Hund und Pferd, für die dem Verfasser die umfangreichsten eigenen Forschungen zu Gebote standen, haben eine besonders eingehende Behandlung erfahren. Das Buch spiegelt den neuesten Stand der Haustierforschung wider und dürfte daher nicht nur bei Biologen sondern auch in Züchterkreisen besonderer Beachtung sicher sein.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Seit Dezember 1922 erscheint:

ANATOMISCHER BERICHT

Referierendes Organ für das Gesamtgebiet der Anatomie

Im Auftrage der Anatomischen Gesellschaft

unter Mitwirkung von E. FISCHER-Freiburg i. Br., O. GROSSER-Prag, R. HEISS-München, E. KALLIUS-Heidelberg

herausgegeben von H. VON EGGELING-Breslau

Seit dem Jahre 1914 hat der von Gustav Schwalbe herausgegebene „Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ zu erscheinen aufgehört. Er bildete seit über 40 Jahren ein überaus wichtiges Hilfsmittel für jede Forscherarbeit auf diesen Gebieten, und sein Fehlen wurde um so schmerzlicher empfunden, als auch der langbewährte Jahresbericht der Zoologischen Station zu Neapel nicht fortgesetzt wurde.

Die Anatomische Gesellschaft hat deshalb beschlossen einen Ersatz zu schaffen durch Herausgabe eines **Berichtes über die neu erscheinenden anatomischen Abhandlungen**, was auch deshalb dringend erforderlich erscheint, weil die Beschaffung der Literatur, namentlich der ausländischen die größten Schwierigkeiten bereitet.

Der Bericht soll die seit dem 1. Januar 1922 erschienenen Arbeiten sammeln und eine kurze Uebersicht über deren Inhalt geben, ohne kritische Stellungnahme. Er arbeitet in engster Verbindung mit dem von der deutschen Zoologischen Gesellschaft herausgegebenen Zoologischen Bericht und tauscht mit ihm Referate aus. Er gliedert sich in 3 Hauptteile: A) Allgemeines. B) Wirbeltiere. C) Mensch. In letzterem sollen besonders auch die in klinischen Zeitschriften verstreuten anatomischen Beobachtungen Berücksichtigung finden.

Durch das heftweise Erscheinen wird eine sehr viel raschere Berichterstattung ermöglicht als durch den Jahresbericht. Diesem großen Vorteil gegenüber dürfte die geringere Geschlossenheit in der Darstellung der einzelnen Forschungsgebiete nicht ins Gewicht fallen, zumal durch reiche Gliederung der Anordnung und ein zusammenfassendes Inhaltsverzeichnis am Schluß jedes Bandes für rasche und leichte Uebersicht Sorge getragen wird.

Der Anatomische Bericht erscheint in zwangloser Folge. 8—10 Hefte im Gesamtumfange von etwa 20 Bogen bilden einen Halbband.

Der Bezugspreis für den ersten Halbband beträgt für Deutschland, Oesterreich, Ungarn, Polen, Rußland, Türkei Mk 1600.—; Schweiz Fr. 10.—; Dänemark Kr. 9.—; Norwegen Kr. 10.—; Schweden Kr. 7.—; Finnland Marka 40.—; England sh. 8/6; Frankreich Fr. 20.—; Belgien Fr. 20.—; Luxemburg Fr. 20.—; Holland fl. 5.—; Spanien Pes. 10.—; Portugal Milr. 30.—; Italien Lire 25.—; Tschechoslovakei Kč 30.—; Bulgarien Lewa 140.—; Jugoslawien Dinar 55.—; Rumänien Lei 150.—; Vereinigte Staaten von Nordamerika \$ 2.—; Mexiko \$ 2.—; Brasilien Milreis 10.—; Chile Pes. pap. 10.—; Argentinien Pes. pap. 3.—; Japan sh. 8.6./Postgebühren extra.

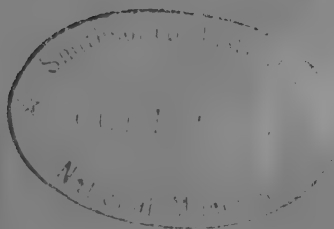
ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG FÜR ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

BEGRÜNDET VON J. W. SPENGLER
HERAUSGEGEBEN VON PROF. DR. S. BECHER IN GIESSEN

BAND 39, HEFT 4

MIT 15 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1923

Inhalt.

(Abt. f. Physiol., Bd. 39, 4)

Seite

TIRALA, LOTHAR GOTTLIEB, Die Form als Reiz. Experimentaluntersuchung an Libellen und an Vögeln (Wellensittichen und Kanarienvögeln) nebst einer Betrachtung über das Verhältnis von Mechanismus, Biologie und Tierpsychologie	395
DEMOILL, R., Der Inzuchtschaden, sein Wesen und seine Beseitigung. Mit 2 Abbildungen im Text	443
KREISEL, CHRISTA, Untersuchungen über den Einfluß von Sauerstoff, Kohlensäure und Neutralsalzen auf Culicidenlarven und -puppen. Ein Beitrag zur Atmungsphysiologie der Insekten. Mit 11 Abbildungen im Text	459
WEISS, SIMON, Untersuchungen über die Lunge und die Atmung der Spinnen. Mit 2 Abbildungen im Text	535

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neuerscheinung

Die Vererbungslehre

in gemeinverständlicher Darstellung ihres Inhalts

VON

Dr. Johannes Meisenheimer

ord. Professor der Zoologie an der Universität Leipzig

Mit 49 Abbildungen im Text

V. 131 S. gr. 8°

1923

Gz 3.50, geb. 5.—

1. Die Zelle als Träger der Vererbung. — 2. Begriffe und Methoden der modernen Erblchkeitslehre. — 3/4. Die Formen der Vererbung im Zuchtexperiment: I. Grundsätzliche Tatsachen. II. Theoretische Vorstellungen. — 5. Die Vererbung des Geschlechts und seiner Kennzeichen. — 6. Die allgemeinen Vererbungstheorien und das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Der Ursprung dieses Versuches einer gemeinverständlichen Darstellung des Inhaltes der modernen Vererbungslehre liegt in einer Reihe von Vorträgen, die wohl an recht verschiedenartige Kreise sich wandten, stets aber einen mit den Grundbegriffen moderner Bildung vertrauten Zuhörer zur Voraussetzung hatten. Es ist ernste und reine Wissenschaft, die hier geboten wird, nicht populär gemachte Wissenschaft. Es sollte nicht Wissenschaft den Stoff zu einer bequemen Unterhaltungslektüre hergeben, sondern ernsthafte Gedankenarbeit soll das Lesen jeder Zeile dieses kleinen Werkes begleiten. Das ist aber auch die einzige Anforderung, die an den Leser gestellt wird, nichts von speziellen Kenntnissen biologischer Wissenschaft braucht der Leser mitzubringen. Alles, was an Erfahrungsstoff für die tiefer schürfende Analyse des Vererbungsproblems erforderlich ist, wird aus dem Inhalt des Buches selbst verständlich werden können. Neben diesem Zugeständnis war dem derart gedachten weiteren Leserkreis noch ein zweites zu machen, Beschränkung im Stoff, Zurückführung seiner verwirrenden Materialfülle auf klare Einzelbeispiele. Knappe, fast schematische Vereinfachung des Stoffes in textlicher wie figürlicher Darstellung wurde nach Möglichkeit zu präzisieren gesucht. Wirkliches Tatsächliches war ferner von vorgestellter Deutung streng zu scheiden. Deutung mußte als solche gekennzeichnet werden, durfte nicht jenem Tatsächlichen gegenüber als gleich uner-schütterlicher Gewinn hingestellt werden. Strenge Objektivität gegenüber dem Stoffe selbst in der Behandlung seiner ja zum nicht geringen Teil noch mitten im Fluß der Gestaltung begriffenen Probleme war gerade in Rücksicht auf den gedachten Leserkreis unbedingte Pflicht. Der Verfasser ist in dieser kritischen objektiven Stellungnahme vielleicht weiter gegangen, als es manchem modernen Vererbungstheoretiker zusagen mag, jedoch nicht zum Schaden exakter Wissenschaftlichkeit.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Form als Reiz.

Experimentaluntersuchung an Libellen und an Vögeln
(Wellensittichen und Kanarienvögeln) nebst einer
Betrachtung über das Verhältnis von Mechanismus,
Biologie und Tierpsychologie.

Von

Dr. phil. et med. Lothar Gottlieb Tirala.

	Seite
1. Das Problem der Form	396
2. Das Problem des Raumes	397
Empirismus und Nativismus	398
3. Psychophysischer Parallelismus	400
4. Vitalismus	402
Das Problem der Formbildung	403
Das Problem der Handlung	406
5. Biologie	407
Das Problem der Urzeugung	408
Struktur oder Regulation	409
Merkwelt und Wirkungswelt	412
6. Die Form als Reiz	413
a) Anneliden	416
b) Libellen	417
Zentrenlokalisation, das Schema und die Gegenwelt.	
c) Bienen	425
d) Vögel	427
Kritik des Begriffes: Schema	431
7. Biologie oder Tierpsychologie	434

Seit mehr als 100 Jahren steht das eine Problem in dem Vordergrund des Interesses der Philosophen und der Naturforscher und dieses Problem ist das des Raumes. Gewiß hat KANT durch seine Untersuchungen die allgemeine Aufmerksamkeit auf dieses Problem gelenkt. Man kann aber nicht sagen, daß seit seinen Untersuchungen die Anschauungen hierüber bedeutend vertieft worden seien, ohne Zweifel aber sind sie bedeutend erweitert worden. Ganze Generationen von Forschern haben vor allem mit psychologischen Methoden dieses Problem zu lösen gesucht. Es scheint aber, wenn wir einen Rückblick auf diese Arbeit werfen, die Förderung, die dieses Problem durch die rein psychologischen Untersuchungen erfahren hat, gering zu sein. Mit JOHANNES MÜLLER haben sich nun auch die Naturforscher dieses Problems bemächtigt, das früher die alleinige Domäne der Philosophen und Psychologen war. Aber erst UEXKÜLL hat im letzten Jahrzehnte auf die Möglichkeit hingewiesen einen Teil dieses umfassenden Problems experimentell zu untersuchen. Die Fragestellung selbst lautet: Leitet sich der Raum von den Gegenständen oder die Gegenstände vom Raum ab. Man kann es aber auch anders ausdrücken, indem man fragt, leiten wir unsere Raumvorstellung von den Gegenständen ab durch Abstraktion oder sind unsere Gegenstände, d. h. die Erscheinungswelt nur möglich dadurch, daß wir die verschiedenen Sinnesempfindungen räumlich zu ordnen imstande sind. Wenn aber wirklich diese Sinnesempfindungen, welche wir zu einem Gegenstande zusammenfügen ihre räumliche Anordnung erst durch unsere psychophysische Organisation empfangen, so ist dann die erste Frage die, woher kommen die Gegenstände, zu einer bestimmten Form im Raume, zu einer bestimmten Gestalt?

Lassen wir das erste Problem vorläufig aus den Augen und beschäftigen uns eine Weile mit dem zweiten. Ich will mich absichtlich hier auf den Gesichtsraum beschränken und kann daher behaupten, daß in unserem Gesichtsraume nicht alle Gegenstände Form haben, sondern daß es eine ganze Reihe von Dingen gibt, die ohne bestimmte angebbare Form sich in dem Gesichtsraum befinden. Ich kann das mit Hilfe eines einfachen Versuches jedem beweisen, indem ich z. B. ein viereckiges Blatt Papier irgendeiner Person, an welcher der Versuch gemacht wird, von rückwärts und seitwärts langsam in den Blickraum hineinschiebe. Die Person merkt zwar, daß ein neues Ding da ist, kann aber keinerlei Form angeben. Der Gegenstand ist im Raum, hat aber keine Form. Man braucht zu diesem Versuche gar kein Perimeter, er gelingt auf jeden

Fall und beweist, daß nur die Gegenstände, welche in unserer Blickrichtung liegen, eine bestimmte Form haben, die ganz im seitlichen Gesichtsfeld liegenden haben keine Form. Die deutliche Formwahrnehmung — man kann das nämlich auch physiologisch (statt psychologisch) ausdrücken, ohne deshalb um die Schwierigkeiten hinwegzukommen — findet nur in der Netzhautmitte statt, in der Netzhautperipherie gibt es keine solche. Also ist für die deutliche Form unsere Netzhautmitte, die Gegend der *Macula lutea*, unbedingt notwendig. Denn ein Unterschied zwischen der Form und der wahrgenommenen Form ist ein Unding. Eine Form, welche von unserem menschlichen Auge nicht wahrgenommen wird, existiert nicht. Genau so wie es unabhängig von uns keinen Gegenstand gibt, was er unabhängig von der menschlichen psychophysischen Organisation ist, bleibt uns ewig verschlossen.

Die Form eines Gegenstandes ist also erstens einmal eine Funktion unseres Auges, wie ich eben festgestellt habe. Sie braucht deshalb aber noch nicht eine alleinige Funktion unseres Auges zu sein; es ist so gut wie sicher, daß auch von der sogenannten Außenwelt gewisse Elemente beigesteuert werden, welche von uns unabhängig sind und uns zur Bildung der bestimmten Formen anregen. Die Aufgabe folgender Arbeit soll es nun sein, eine experimentelle Lösung dieser Frage anzubahnen.

Nun zuerst einige Worte über den Raum, in welchem ja unsere ganze Außenwelt ruht.

KANT und die auf ihn folgenden idealistischen Philosophen FICHTE, SCHELLING, HEGEL und auch SCHOPENHAUER haben den Raum für eine Anschauungsform des menschlichen Bewußtseins erklärt. Die Raumanschauung wird dem einzelnen Individuum zwar in der Erfahrung bewußt, aber in dem Individuum nicht etwa erst infolge der Erfahrung aufgebaut. Ich weiß gar wohl, daß auch diese Ausdrucksweise von manchen KANT-Interpreten angefochten werden wird — doch KANT selbst hat unzweideutig erklärt: „Die Möglichkeit einer Raumanschauung ist allein angeboren, nicht die Vorstellung selbst“. Es ist kein Zweifel, daß die sogenannte transzendente Idealität des Raumes auf diese Entdeckung gegründet wird. Nicht etwa auf die Überlegungen, welche dann zur Stütze dieser Entdeckung herbeigeführt wurden. Und nun geschah in der Geschichte der Wissenschaft etwas ganz Merkwürdiges. Die Apriorität des Raumes, welche KANT entdeckt hatte, hat die Empiristen unter den Naturforschern zurückgeschreckt, obwohl gerade sie aus

KANT'S Kritik unschwer eine Reihe von wichtigen Argumenten für ihre Lehre hätten schöpfen können. Sie alle bekämpfen KANT'S Ansicht immer in der Art und Weise, als ob er *ideae innatae*, angeborene Ideen mit einer Apriorität des Raumes verkündet hätte. KANT aber hat verkündet, daß der Kritizismus, dessen Schöpfer er selbst gewesen ist, „schlechterdings keine anerschaffenen oder angeborenen Vorstellungen erlaubt“. Ich kann unter dem Angeborensein „der Möglichkeit einer Raumanschauung“, wie sich KANT ausdrückte, als Naturforscher nichts anderes verstehen, als daß wir Menschen, um es knapp auszudrücken, mit einem dreidimensionalen Koordinatensystem geboren worden. — Die Raumvorstellung ist eben nicht etwas, was man im Laufe der Erfahrung von den Gegenständen „abzieht“, wie sich KANT ausdrückt; insofern ist es zu begreifen, daß die Empiristen sich von KANT abgewendet haben, obwohl KANT ihre Versuche unsere fertige Raumanschauung aus den Angaben des Muskelsinnes, des Tastsinnes, des Bewegungssinnes und des Richtungssinnes abzuleiten, sicherlich mit höchster Freude und Zustimmung verfolgt hätte; weil eben diese Versuche ja durchaus niemals etwas gegen ihn entscheiden konnten, sondern erst recht seine Stellung stärken würden. Denn es unterliegt doch gar keinem Zweifel, daß, wenn nicht das erkennende Subjekt alle diese Daten nach einem bestimmten Schema zu ordnen gezwungen wäre niemals unser dreidimensionaler Raum entstehen könnte. Die Vereinigung der Empfindungen aus diesen verschiedenen Sinnesgebieten ist allein möglich, wenn bereits ein solches Koordinatensystem vorhanden ist. Wenn wir also aus der durch die Zeit bedingten Ausdrucksweise heraustreten, so könnte man, um ganz scharf die Meinung KANT'S auszudrücken, sagen: nicht der Raum ist eine angeborene Vorstellung, sondern die produktive Einbildungskraft ist uns angeboren, wie KANT diese Tätigkeit unserer Psyche zu nennen pflegte, vermöge welcher die Empfindungen aus den verschiedenen Sinnesgebieten als Anhaltspunkte zur Bildung der Raumanschauung verwertet werden. Diese Raumanschauung beruhigte aber weder die Empiristen, noch die Nativisten, daher die merkwürdige Erscheinung, daß sich meist beide Parteien gegen KANT gewendet haben. Oder wenn sie KANT für sich in Anspruch nahm, seine Anschauungen derart verzerrten, daß sie nicht wieder zu erkennen sind. Als Beispiel für den Empiristen, der KANT abgelehnt hat, führe ich CYON an. Dieser Forscher wollte den Nachweis führen, daß die Richtungsempfindungen, welche uns durch drei halbzirkel-

förmige Kanäle übermittelt werden, die Raumanschauung selbst sind. Die Erregung des horizontalen Ganges gibt die Empfindung rechts, links, die des vertikalen Kanals oben und unten, und die des sagittalen Kanals vorn und hinten. Gewiß tragen wir also auch in unserem Körper das schönste Koordinatensystem herum. Trotzdem aber reicht natürlich ein Koordinatensystem niemals aus, um, wie CYON es wollte, selbst die Raumvorstellung zu sein, weil erst das beziehende und verarbeitende Subjekt aus diesen Daten die Raumvorstellung schafft. Ich kann mich natürlich auf die nervösen Beziehungen zwischen dem Kern der Augenmuskelnerven und dem Vestibulariskern nicht einlassen und will nur bemerken, daß im verlängerten Marke eine Verbindung der beiden Kerne vorhanden ist. Ich mache deshalb darauf aufmerksam, weil auf den tieferen Stufen des Tierreiches den Muskelnerven bzw. ihrem propriozeptischen Fasern es allein überlassen ist, die Bewegungsempfindungen zu übermitteln und auf diese Weise Angaben zur Raumanschauung zu liefern, bei den höheren Säugetieren springt aber dieser hoch komplizierte Apparat dafür ein. Teilweise wird dieser Apparat auch noch durch andere Einrichtungen ersetzt, um die notwendigen Angaben zur Orientierung zu übermitteln und das geschieht durch die Statolithen, kleine Steinchen, welche auf feinen Haaren balanzieren, und je nach der Stellung des Körpers zum Erdmittelpunkt bald auf dieses, bald auf jenes Haar drücken. Hoch interessant ist es nun, daß entsprechend diesem zweiten Organe wir auch eine zweite Empfindung oben und unten besitzen, die unsere Stellung zum Erdmittelpunkt angibt und daher das Oben und Unten nicht in bezug auf unsere Person, also rein subjektiv, sondern auch objektiv festlegt. Auch hierüber ist ziemlich viel experimentiert worden; wenn ein Mensch über seine eigene subjektive Lage desorientiert wird, so orientiert er sich nach dem phylogenetisch älteren Organe, nach dem Statolithen. Er zeigt dann oben nicht kopfwärts, sondern in der lotrechten Richtung, wie die Versuche STIGLER'S (1912) beweisen.

Unter den Naturforschern, welche auf Seite der Nativisten stehen, nenne ich als älteren Vertreter JOHANNES MÜLLER, unter den neueren L. MORGAN, weil gerade aus seinen Versuchen — tierpsychologisch gesprochen — das Angeborensein der Raumvorstellung mit zwingender Notwendigkeit hervorgeht. — Nach den Untersuchungen des Letzteren unterliegt es gar keinem Zweifel, daß eine Reihe von Tieren, sowohl Vögel, wie Säugetiere mit bereits völlig ent-

wickelter Raumanschauung zur Welt kommen. Vorsichtiger ist es vielleicht ausgedrückt, wenn man sagt, diese Tiere benehmen sich so, als ob sie bereits völlig entwickelte Raumanschauung hätten. Da sind wir bereits vor einem Problem angelangt, welches unlösbar zu sein scheint oder besser gesagt, welches von jedem Forscher nach eigenem Gutdünken gelöst wird. Was aus der großen Anzahl der Lösungen hervorgeht, welche für das Problem bereits existieren, welches lautet: Dürfen wir aus den Reaktionen der Tiere auf psychische Vorgänge in ihnen schließen? Noch zu Beginn des 19. Jahrhunderts und später in der Epoche des Materialismus galt es als Grundsatz, daß die Tiere aufzufassen wären, als mehr oder weniger beschränkte Menschen, Menschen mit beschränkten Sinnen, mit beschränktem Hirne, mit beschränkter Psyche. Denn auch der Materialismus hat dem Tier schon eine Psyche zugeschrieben, dem inneren Wesen nach gleich der Psyche des Menschen, nur entstünde sie und verginge mit dem Körper, sei also ein Produkt der Struktur. Dar war gerade der Unterschied zwischen den Materialisten der französischen Aufklärungszeit, welche mit HOLBACH'S, *L'homme machine* auch dem Menschen die Psyche absprachen. HAECKEL hingegen hat sie auch den Protozoen, ja in seinen naturphilosophischen Schriften sogar den Atomen zugeschrieben. Daß durch diesen Hylozoismus die gesamte Physik vernichtet wird, war diesem Forscher ziemlich gleichgültig, vielleicht auch deshalb, weil er sich der Konsequenzen dieser Lehre gar nicht bewußt war. Denn sobald die Bewegung der Atome, ihre Anziehung und Abstoßung, auf Liebe und Haß der Atome bezogen wird, wird doch jeder schließen müssen, daß die wahre Ursache der Bewegung in psychologischen Motiven liegt — die exakte Naturwissenschaft ist aufgelöst in kühnste naturphilosophische Schwärmerei. —

Die Naturwissenschaft hat es nun vorgezogen, die Lehre vom psychophysischen Parallelismus auf den Schild zu heben, welche besagt: mit jedem psychischen Vorgang ist ein physischer Prozeß unlösbar verknüpft und mit manchem physischen Prozeß ist ein psychischer Vorgang notwendig verbunden. Auf alle die Schwierigkeiten näher hier einzugehen, ist natürlich keine Gelegenheit. Die Hauptschwierigkeit liegt vor allem darin, daß das Psychische des Menschen, das wir doch als wesentlichen Bestandteil seines Wesens ansehen, zu einem Anhang herabgewürdigt wird, der mitlaufen kann, aber auf den Ablauf des physischen Geschehens keinerlei Einfluß haben darf; denn die mechanische Reihe ist lückenlos ge-

schlossen. KANT also hätte seine Kritik der reinen Vernunft, GOETHE seinen Faust auch schreiben können, ohne daß er dabei einen Gedanken hätte haben müssen, denn jeder einzelne Buchstabe, der geschrieben wurde, die jahrelange Arbeitszeit, die aufgewandt wurde, ist notwendig, durch das Kausalgefüge dieses Organismus und der auf ihn wirkenden Umwelt hervorgerufen und es ist gänzlich gleichgültig, ob der Betreffende bei gewissen Sätzen oder Buchstaben sozusagen mitdenkt oder nicht. Jede einzelne seiner Bewegungen ist kausal bedingt, daher auch das Denken auf den Ablauf dieser Bewegungen keinen wie immer gearteten Einfluß besitzt. Sollte sich aber ein Vertreter des Parallelismus dazu hinreißen lassen, zu behaupten, daß das Physische ja auch dem Psychischen angegliedert, verknüpft und von ihm abhängig sei, dann wird bereits die Eigengesetzlichkeit des Geistes behauptet. Dann hat aber der Parallelismus gar keinen Sinn mehr, sondern es heißt nur: hier ist eine Reihe des mechanischen Geschehens, welche nach den Gesetzen der Mathematik, Physik und Chemie abläuft und hier ist eine Reihe, welche psychologischen Gesetzen unterworfen ist, beide Reihen scheinen an bestimmten Stellen des Zentralnervensystems miteinander verknüpft zu sein, haben aber sonst miteinander nichts Gemeinsames. Wenn jemand aber darauf hinweisen wollte, daß das die Meinung BERGSON'S sei, wie er sie in seinen Arbeiten vertritt, so will ich nur bemerken, daß diese Auffassung seit O. LIEBMANN bei uns gang und gäbe ist, und daß es sich niemand einfallen lassen sollte, diese Auffassung als etwas Neues vorzutragen. Alle Argumente, welche HANS DRIESCH in seinem 1917 erschienenen Buch „Leib und Seele“ zur Kritik des Parallelismus vorgetragen hat, kehren in letzter Hinsicht auf diese Grundlage zurück. Und ich darf behaupten, daß das e i n z i g e ausgearbeitete Argument, das sich n i c h t auf den Satz: Das Psychische folgt psychologischen Gesetzen, das Physische physikalischen Gesetzen, daher kann von einer Parallelität, d. h. also doch wohl einem Ablaufe in gleicher Richtung, nicht die Rede sein, bezieht, falsch ist. DRIESCH behauptet nämlich, daß innerhalb unseres Bewußtseins jedem Vorgange im Raum auch ein psychischer Vorgang entspreche. Daß also für jede Art der räumlichen Mannigfaltigkeit eine direkte Parallelität gegeben sei, im Psychischen, in welchem also alle diese Vorgänge als räumliche Anschauung begleitet werden. Damit sei aber nicht die ganze Mannigfaltigkeit unserer Psyche erschöpft, sondern es gebe andere psychische Vorgänge, eine große psychische Mannigfaltigkeit, welcher überhaupt

nichts Räumliches entspräche, weil ja die räumliche Mannigfaltigkeit durch unsere Raumanschauung und all das, was mit ihr in Beziehung steht, bereits besetzt sei. Es leuchtet aber unschwer ein, daß der Parallelismus niemals behaupten wollte, daß es in unserer Psyche nur räumliche Anschauung gebe, und daß das Parallellaufen so zu verstehen sei, daß einem räumlichen Vorgange eine räumliche Anschauung entspräche, und daß daher dann die anderen psychischen Vorgänge sozusagen in der Luft hingen.

DRIESCH hat aber in seinen anderen Schriften den Nachweis zu führen gesucht, daß man die Kluft zwischen Erkennen und Handeln, zwischen Werden und Beharren ja die Schwierigkeiten, die sich bei der Analyse der Handlung des Tieres ergeben, nur dadurch überbrücken könne, daß man einen psychischen Faktor anerkenne, welcher in das mechanische Getriebe eingreift. — Man darf also nicht bloß schließen auf psychische Vorgänge in Tieren auf Grund ihrer Handlungen, nein ein psychischer Faktor steckt in jeder Handlung selbst drin. Diesen Faktor nennt er die „Entelechie“ oder das Psychoid (der aristotelische Ausdruck „Entelechie“ hat eine abweichende Bedeutung). Ausgangspunkt für ihn waren die Erscheinungen der Regeneration und der Restitution. Er hat an verschiedenen Tieren die Regeneration studiert und zu zeigen versucht, daß das Problem der tierischen Formbildung tatsächlich mit Hilfe der Gesetze der Physik und Chemie grundsätzlich nicht lösbar ist. Denn es wäre natürlich unschwer zu zeigen, daß wir eine große Anzahl von Vorgängen in der belebten Natur derzeit mechanisch nicht deuten können, aber man könnte immer sagen, daß dieser Vorgang einmal vielleicht mit Hilfe von neuen Entdeckungen werde gedeutet werden können. Seine Leistung besteht darin, die grundsätzliche Unmöglichkeit einer solchen Lösung aufgezeigt zu haben. Er fand eine Anzahl von Tieren, bei denen er den Begriff des harmonisch-äquipotentiellen Systems aufstellen konnte. Ich will versuchen auf Grund meiner eigenen Experimente ein Beispiel eines solchen harmonisch-äquipotentiellen Systems nach DRIESCH zu geben.

Criodrilus lacuum ist ein ziemlich naher Verwandter unseres Regenwurms. An diesem Tiere konnte ich eine in der doch ziemlich hoch organisierten Gruppe der Anneliden bisher unbekannte Tatsache entdecken, die uns auch diesen Wurm als ein solches harmonisch-äquipotentielles System erscheinen läßt. — Schneidet man einem solchen Wurm das Vorderende ab, so regeneriert das Tier im Verlaufe von 3—4 Wochen das Vorderende u. zw. je mehr Seg-

mente des Vorderendes entfernt werden, um so mehr Segmente werden gebildet. Es ist also jedes einzelne Segment mit Ausnahme des Hinterendes (etwa die 15 letzten Segmente) imstande, einen ganzen Wurm herzustellen. Das Tier ist bezüglich seiner Segmente also äquipotentiell. Jedes Segment kann das gleiche. Man kann aber auch den Schnitt innerhalb eines Segmentes anlegen, so daß man sagen darf, jeder Querschnitt innerhalb eines Segmentes ist auch äquipotentiell. — Diese Tatsache war nun mehr oder weniger bekannt. Aber nun bildet ein solches Vorderende im Lauf der 3 oder 4 Wochen auch die gesamten Generationsorgane, männliche und weibliche Gonade, und zwar — jetzt kommt der springende Punkt — in denselben Segmenten, in welchem sich die Gonade bei den normalen Tieren befindet, also in den Segmenten 9—16, von vorn gezählt. Im Sinne DRIESCH's müßte man also argumentieren: Jeder einzelne Querschnitt ist äquipotentiell, d. h. imstande das ganze Tier zu erneuern, also nicht etwa dasselbe zu leisten, denn tatsächlich leistet ja der Querschnitt im Segment No. 20 etwas ganz anderes zum Aufbau der Gonaden als der Querschnitt No. 40. Der Abstand von dem Segment 16, welches als letztes Generationsorgane trägt, beträgt das eine Mal 4 Segmente, das andere Mal 24. — Man müßte also nicht etwa nur dem einzelnen Segment die Fähigkeit, das zu bilden, was zu geschehen hat, zuschreiben, sondern auch dem einzelnen Querschnitt innerhalb eines Segmentes. Das Wort harmonisch bezieht sich darauf, daß das ganze Tier restituiert wird, in der Größe genau abhängig von dem übrig bleibenden Teile. Wenn z. B. von einem federkielstarken etwa 15 cm langen Wurm nur die Regenerationstätigkeit des 2 cm langen Hinterendes beobachtet wird, so wird das regenerierte Stück lang, schmal und dünn werden, wenn man dagegen einen gleichstarken Wurm nur die ersten 20 Segmente, also etwa $1\frac{1}{2}$ cm abschneidet, so wird auch das Regenerat, welches aus dem nun ca. 13 cm langen Hinterende auswächst, stark und dick werden, also angepaßt an die jeweilige Form des Ganzen. Man darf also nicht sagen, ja diese Würmer sind eben nur eine mehr oder weniger innige Vereinigung gleichwertiger Segmente, wo jedes einzelne Segment eigentlich den ganzen Wurm darstellt — das wäre der Fehlschuß eines oberflächlichen Beobachters, sondern gerade aus diesen Versuchen geht hervor, daß das übrig bleibende Stück als Ganzes wirkt, die Nährstoffe mobilisiert, kurz sich so verhält, als ob etwas da wäre, das erstens die Form und die Länge des ursprünglichen Wurmes bewahrte und aus dem übrig gebliebenen

Stück das Beste aufbaute, das gerade möglich ist. Auf Grund solcher harmonisch-äquipotentieller Systeme, von denen DRIESCH z. B. eines in der Gruppe der Hydrozoen (*Hydra*) eines in der Gruppe der Ascidien (*Clavellina*) fand, an welche sich das Beispiel des *Criodrilus* gut anschließt, zog DRIESCH seine bedeutsamen Forderungen. Die Tatsache, daß man den Schnitt in jeder beliebigen Richtung innerhalb eines jeden beliebigen Segmentes anlegen konnte, machte die Ansicht unmöglich, es könnte sich um eine Maschinenstruktur innerhalb jedes einzelnen Segmentes handeln. Denn diese Maschinenstruktur, d. h. also eine dreidimensionale Vorrichtung zur Wiederherstellung des Tieres, müßte bei diesen in beliebiger Richtung geführten Schnitten zerstört werden, auch wenn die Vorrichtung mikroskopisch klein wäre, wofür übrigens histologisch nicht der geringste Anhaltspunkt besteht. — Eine Maschine aber, die sich selber regeneriert, ist keine Maschine mehr. Die Verhältnisse liegen wahrhaftig so, daß das Tier, welches nicht mehr da ist, nämlich der ganze Wurm, auf die Neubildung gesetzmäßigen Einfluß nimmt, so daß also immer mit bestimmter Rücksichtnahme auf den zurückgebliebenen Rest ein Tier neu entsteht, welches zur Zeit der Verletzung ja noch nicht da ist, sondern welches erst geschaffen werden soll. Ein derartiger Vorgang ist aus mechanischen Prinzipien grundsätzlich nicht abzuleiten, daher DRIESCH zur Erklärung der Naturwirklichkeit den psychischen Faktor der „Entelechie“ einführt, welcher also in das mechanische Geschehen eingreift. Um durch dieses Eingreifen aber nicht das Gesetz der Erhaltung der Energie zu durchbrechen, nimmt der moderne Vitalismus an, daß die Entelechie nicht innerhalb des Potentialgefälles Arbeit leistet, sondern im selben Potentialniveau ordnend eingreift.¹⁾ Diese Vorstellung der Möglichkeit einer Arbeitsleistung innerhalb der gleichen Potentialebene stammt von dem Physiker BOLTZMANN selbst her und ist vielleicht geeignet, die ordnende Tätigkeit der Entelechie wissenschaftlich einwandfrei zu machen. Natürlich hat DRIESCH seine Argumente nicht nur aus der Regenerationslehre geholt, sondern aus dem gesamten Gefüge der Lehre von der tierischen Formbildung. Besonders die überraschenden Versuche auf dem Gebiete der experimentellen Embryologie haben DRIESCH neue Waffen in die Hand

1) Vgl. hierzu E. BECHER, in: Ztschr. Psychol., Vol. 46, p. 100. Nachtrag, ibid., Vol. 48. Ferner E. BECHER, Gehirn und Seele, Heidelberg 1911, p. 391 ff. Dasselbst weitere Literatur.

gedrückt. Er selbst hat ja die Tatsache entdeckt, daß die Zellen der ersten Entwicklungsstadien die gleiche „prospektive Potenz“ besitzen. Wenn aus Meerwasser das Calciumion entfernt wird, so zerfällt die Blastula eines Seeigels in ihre einzelnen Zellen. Vom 2-Zellenstadium bis zum Stadium der 64 Zellen gelingt es aus jeder einzelnen Zelle immer einen ganzen Pluteus sich entwickeln zu lassen. Jede Zelle hat, wie sich DRIESCH ausdrückt, die gleiche „prospektive Potenz“. Es kann also in dem Ei keine dreidimensionale Vorrichtung, keine Maschine vorhanden sein, welche die Entwicklung ablaufen läßt. Aus dem gleichen Grunde wie bei der Regeneration; denn die Teilung in 64 Zellen müßte diese räumliche Einrichtung, diese Struktur bereits zerstört haben.

Es ist gar kein Zweifel, daß ganz allgemein das Problem die tierische Formbildung eine derartige Fülle von mechanisch nicht deutbaren Verhältnissen birgt, daß der Vitalismus hier eine sichere Stütze hat. Aber auch aus der menschlichen und tierischen Handlung selbst hat DRIESCH diesen psychischen Faktor abzuleiten gesucht. Sehr fruchtbar erscheint mir da der Begriff der „historischen Reaktionsbasis“. Die Menschen und die höheren Tiere handeln auf Grund der Erfahrung, die sie im Laufe ihres Lebens gesammelt haben, die Totalität dieser Erfahrung nennt DRIESCH die historische Reaktionsbasis. Nun gibt es da zwei Wege, einen empirischen und einen nativistischen, selbst wenn ich im ersten Momente von den Instinkthandlungen wegen der größeren Kompliziertheit des Problems absehe. — Nach der Meinung des Empiristen ist das Tier ein unbeschriebenes Blatt, die Großhirnrinde bereit, jeden Reiz aufzunehmen und dann psychisch irgendwie verarbeiten zu lassen. Die Erinnerung müßte in der Ganglienzelle in irgendeiner Form gespeichert werden. K. C. SCHNEIDER hat in seinem „Vitalismus“ die Hypothese vertreten, daß die Ganglienzelle die Erregung, die ihr durch die Neurofibrillen zugeführt würde, in den NISSEl'schen Schollen speichern könnte. Auf diese Weise könnte auch die räumliche Anordnung der Reize in irgendeiner Form innerhalb der Zelle erhalten bleiben. Wenn es aber nicht das Tigroid wäre, dann würden doch wenigstens die Chondren, die kleinsten Körnchen, welche an bestimmten Punkten des Fibrillennetzes liegen, durch den Reiz chemisch verändert und könnten auf diese Weise die Reproduktion irgendeines Bildes, um bei einem relativen einfachen Vorgange zu bleiben, ermöglichen. — FOREL und SEMON könnten dann auf diese Weise die Spur ihrer Engramme in den chemisch veränderten Chondren innerhalb der Zelle aufzeigen.

— Mit Hilfe dieser Engrammenvorstellung und den zugehörigen Assoziationsbahnen gelingt es natürlich nicht, der tierischen oder gar menschlichen Handlung halbwegs gerecht zu werden. Erinnern wir uns nur daran, daß die gleichen Elemente je nach ihrer inneren Bedeutung geordnet werden, daß ferner die Erscheinung der Aufmerksamkeit, der freien Kombinationsmöglichkeit durchaus gegen die Engrammenlehre sprechen. — Als drastisches Beispiel im Sinne des Vitalismus müßte man folgenden Fall anführen: Ein Mann bekommt ein Telegramm: Dein Vater ist gestorben. Unterschrieben ist sein Freund X. Daraufhin stürzt die betreffende Person zusammen. Am Tage vorher bekam er ein Telegramm: Mein Vater ist gestorben. Unterzeichnet ist beide Male ein und dieselbe Person. Der Mann verzieht seine Miene zu einer Gebärde des Bedauerns. Lediglich die Änderung eines einzelnen Buchstabens kann in letzter Hinsicht über Leben und Tod des Empfängers entscheiden.¹⁾ — Das ist rein mechanistisch kaum begreiflich zu machen. — Wenn man sich im Sinne der Engrammenlehre vorstellt, daß das Wort mein in einer Zelle irgendwie festgelegt ist, ebenso das Wort dein, daß von beiden Zellen je eine Verbindung zur Zelle, in welcher das Wort Vater irgendwie aufbewahrt ist, hinzieht, daß dann von der Zelle mit dem Inhalte Vater eine ganze Reihe von Verbindungen zu allen möglichen anderen Ganglienzellen und Zellhaufen hinzieht, so ist es physiologisch tatsächlich nicht zu begreifen, wieso der Inhalt in dem einen Falle so durchaus von dem anderen verschieden ist. Es kommt eben, selbst wenn man diese hypothetische Ablagerung in den Zellen zugibt, noch immer etwas hinzu und das ist die Erfassung der Bedeutung; für diesen psychischen Vorgang eine physiologische Grundlage aufzuzeigen, kann wohl nicht gelingen. Wenn man dieses Beispiel noch fortsetzen wollte, so lassen wir demselben Manne nach 20 Jahren wieder das gleiche Telegramm zukommen, er wird es kalt beiseite legen. Da darf man wohl nicht sagen, daß diese Bahn bereits so ausgefahren ist, denn sie wurde ein einziges Mal in dieser Weise benützt. Die Empiristen also versuchen die tierische und menschliche Handlung abzuleiten einzig und allein aus den Erfahrungen, die das Tier im Laufe seines Lebens

1) Vgl. hierzu E. BECHER, Kritik der Widerlegung des Parallelismus auf Grund einer „naturwissenschaftlichen“ Analyse der Handlung durch H. DRIESCH, in: Ztschr. Physiol. 45, p. 401—440. — DRIESCH, Philosophie des Organischen (ausführl. Referat und kritische Besprechung von S. BECHER), in: Götting. gelehrte Anz., 1911, No. 4, p. 201—240.

gesammelt hat. Auf dieser Seite stehen natürlich die Mechanisten, die Materialisten und die gerade dieser Gruppe zuneigenden Naturforscher. Den schroffen Gegensatz zu den Vitalisten mit ihrer Entelechie habe ich ja eben zu zeichnen versucht. Es gibt aber einen dritten, den nativistischen Standpunkt oder, wie wir ihn mit UEXKÜLL nennen, den biologischen. — Wie immer man sich zum Vitalismus stellen mag, zugeben muß man, daß diese Lehre viel Anklang und Ähnlichkeit mit dem alten Dualismus hat. Ich erachte es aber für unwissenschaftlich, eine Lehre nur deshalb abzulehnen, weil sie mit irgendeiner uns z. B. nicht passenden Lehre an manchen Stellen übereinstimmt. — Aber der Tatsache können wir uns nicht verschließen, daß der Vitalismus aus dieser Übereinstimmung mit älteren Anschauungen viel Feinde hat. Die dritte Auffassung, die biologische, ist auch die meinige. Ihr hervorragendster Vertreter ist J. v. UEXKÜLL.

Von diesem Standpunkte aus werden die bestehenden Verhältnisse, d. h. also die Trennung der Welt in eine belebte und eine unbelebte anerkannt. — Der Biologe sucht nicht auf allen möglichen Schleichwegen die Unterschiede wegzudisputieren, so wie es die verschiedenen Metaphysiker aller Schulen, seien es nun Materialisten, seien es Monoisten, allenthalben versuchen. Über die endgültige Ableitung der einen Welt von der anderen enthält sich die Biologie jeder Aussage, genau so wie KANT bei seiner: Analyse des menschlichen Bewußtseins ausdrücklich gesagt hat, er lasse es offen, ob die beiden Hauptstämme des menschlichen Geistes Spontanität und Rezeptivität, Denken und Anschauung auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen. — Denn die Biologie will Naturwissenschaft sein und keine Metaphysik und eine Naturwissenschaft soll sich grundsätzlich keine Gedanken über letzte Ursachen und Ursprünge machen. — Wenn das der einzelne Forscher dennoch tut, so treibt er eben Privatmetaphysik. Die Biologie verkündet die Autonomie, d. h. die Eigengesetzlichkeit des Lebens. Die Biologie muß als selbständige Grundwissenschaft anerkannt werden. Ihre Gesetze haben mit den Gesetzen der Physik und Chemie nichts Gemeinsames. Fragen, welche auf dem einen Gebiete höchst wichtig sind, sind auf der anderen Seite direkt unverständlich. Was soll es für einen Sinn haben, in der Chemie von Regulation, von Zweckmäßigkeit, von Planmäßigkeit, von Zielstrebigkeit zu sprechen? Man mißverstehe mich nicht. Gewiß wird es immer die Aufgabe der Physiologie sein, die Gesetze der Physik und Chemie auf den lebenden

Organismus anzuwenden. Deshalb muß die Physiologie immer versuchen, den Mechanismus aufzudecken, welcher in jeder Lebensgestalt tätig ist, anders ausgedrückt: Da jeder Organismus auch eine Maschine ist, so ist es die Aufgabe der Physiologie, die Einrichtung dieser Maschine auf das genaueste zu erkunden, die Funktion jedes einzelnen Organes vollkommen darzulegen, den Weg der gegenseitigen Beeinflussung festzustellen. Wenn es sich aber darum handelt, die Gesetze der tierischen Formbildung, Planmäßigkeit und Zweckmäßigkeit im Aufbau des Körpers, Zielstrebigkeit in der Handlung des Lebewesens aufzufinden, da haben die Gesetze der Physik gar keinen Sinn mehr. Da muß man die Eigengesetzlichkeit des Lebens, die Autonomie anerkennen. Ich glaube, daß dieser Lehre die Zukunft gehört, weil da ohne Voreingenommenheit, ohne versteckte Metaphysik, weder aus Feindschaft gegen den Mechanismus, noch aus Freundschaft für den Vitalismus den Tatsachen ihr Recht gelassen wird.

Gleich bei dem ersten Problem, dem Problem der Urzeugung wird sich dieser Standpunkt in seiner Natürlichkeit viele Freunde erwerben müssen. Während die Mechanisten seit Jahrzehnten verkünden, es muß einmal eine Urzeugung gegeben haben, der zufolge aus dem Anorganischen plötzlich Organisches, also das Protoplasma einer Amöbe wurde, steht der Biologe auf dem Standpunkte, daß er im Reiche des Organischen gar nicht um den Ursprung fragt, sondern die Gegebenheit der Organismen annimmt, genau so wie es doch eigentlich ein müßiges Spiel der Phantasie ist, über die Entstehung der Atome nachzudenken oder über die erste Bewegung. Das überläßt der Physiker, soweit er wissenschaftliche Physik und nicht etwa unbewußt Metaphysik treibt, ruhig dem Metaphysiker. Wenn aber die Mechanisten etwas schärfer zudrängen und mit dem Argument kommen: Weil die Erde sich noch vor so und soviel Millionen Jahren im feurig flüssigen Zustande befand, währenddessen das Leben hier nicht möglich war, das Leben aber jetzt doch den Erdball überzogen hat, so müßte es eben einen Anfang haben: dann muß die Biologie die Ewigkeit des Lebens vertreten auf Grund der Anschauung, die in modernster Form SVANTE ARRHENIUS vertritt, eine Anschauung, die aber uralt und schon bei den Griechen aufgetaucht ist: die Panspermie, d. i. die Erfüllung des ganzen Weltenraumes durch Keime und Sporen wird in einer etwas abgeänderten Form wieder eingeführt. Nach ARRHENIUS reicht der Strahlendruck aus, um Sporen von einem Weltkörper zum anderen zu befördern.

HELMHOLTZ hat auch an die Meteoriten gedacht als Vehikel, um Sporen von einem Weltkörper zum anderen zu befördern. Es ist tatsächlich in diesem regressus ad infinitum kein Zurückweichen vor der Lösung einer Frage, sondern eine grundsätzliche Auffassung zu ersehen, die besagt: Überall dort, wo die Bedingungen für das Fortkommen und die Weiterentwicklung von Lebewesen gegeben sind, dort treten die Lebewesen auch auf. Die Vitalisten, z. B. J. REINKE, welcher eine Schöpfung postuliert und die Mechanisten, welche die *generatio aequivoca* die Urzeugung, als einen ihrer wichtigsten Glaubenssätze, aufgestellt haben, sind gleichermaßen unbefriedigt. Der Biologe hingegen hält diesen Standpunkt überhaupt für den einzig wissenschaftlichen. Man muß an die Natur herantreten und Frage auf Frage stellen, das Unerforschliche aber schweigend verehren. Ganz allgemein gesprochen liegt das Problem für den einzelnen Forscher immer darin, entweder zu fühlen, wann das Unerforschliche beginnt — das ist eine Frage des Taktes, der Intuition, und kann daher auch nie gelehrt werden — oder wenn er philosophischkritisch geschult und veranlagt ist, die Grenzen naturwissenschaftlichen Erkennens richtig abzustecken. Wie sich die Biologie zu den anderen wichtigsten Problemen stellt, soll nun kurz dargelegt werden. —

Schon bei dem Probleme der Ontogenese wird ein neues Licht auf die Biologie fallen. Die Verteidiger des Mechanismus sehen in der tierischen Entwicklung aus dem Ei zum erwachsenen Organismus lediglich das Aufeinanderfolgen bestimmter chemischer Prozesse. Der Vitalist betont nun, daß die planmäßige Aufeinanderfolge der einzelnen Prozesse nur unter der Leitung der Entelechie vor sich gehen kann. Der Biologe hingegen betont die Planmäßigkeit, ohne deshalb eine neue metaphysische Realität in das Naturgeschehen einzuführen. Er ist vorsichtiger, bescheidener, wenn man will zurückhaltender. Wenn die Entwicklung eines Seeigels z. B. aus der Eizelle auf eine Struktur im Protoplasma bezogen werden müßte, wie es doch bei jeder mechanischen Auffassung bewußt oder unbewußt angenommen wird, dann müßte z. B. die Abtrennung von 2 Zellen im 32. Zellenstadium bereits eine schwere Störung der gesamten Entwicklung zur Folge haben. Es kann also der Bauplan eines Tieres im Protoplasma des Keims auf keinen Fall irgendwie strukturell vorgebildet sein. Die Entwicklung des Einzelwesens geht tatsächlich so vor sich als ob ein Plan da wäre, der mit den vorhandenen Mitteln zur Ausführung gelangen sollte. Wenn man aber

die Einzelentwicklung, wie UEXKÜLL es tut, mit dem Bau eines Hauses vergleicht, so ist die einzelne Zelle infolge der Regulationsfähigkeit des sich bildenden Lebewesens einmal Haustür und einmal Dach geworden, um es im Bilde auszudrücken oder um bei unserem Beispiel von dem Seeigel zu bleiben, es kann dann bei dem Pluteus, wie die Larve des wachsenden Tieres heißt, dieselbe Zelle einmal zum Aufbau des Mundes, das anderemal zum Scheitelpol verwendet werden. — Wir können daraus mit Sicherheit schließen, daß der Aufbau des einzelnen Individuums nicht nach einer irgendwo vorhandenen Struktur vor sich geht, sondern daß das Tier nach einem Plan entsteht, welcher das vorhandene Material — die einzelne Zelle — je nach der augenblicklichen Erfordernis benützt. Die Entwicklung läuft so ab, als ob der Plan sich nach den vorhandenen Mitteln durchsetzen wollte, das Ziel, der fertige Organismus, soll erreicht werden. Ein solches Geschehen nennen wir ein zielstrebiges. K. E. v. BAER hat den Namen der Zielstrebigkeit geprägt. In den letzten 50 Jahren des vorigen Jahrhunderts glaubte man in weiten Kreisen der Naturforscher diesen Begriff entbehren zu können, heute wissen wir, daß wir ohne diesen Begriff nicht auskommen können.

Aber nicht bloß der planmäßige Aufbau der Lebewesen soll von der Eigengesetzlichkeit des Lebens abgeleitet werden, wie es die Biologie will, der Vitalismus geht weiter und versucht auch das Funktionieren der Organe auf eine Lebenskraft oder die „Regulation“ zurückzuführen. Diesen Weg hat sowohl JENNINGS als K. C. SCHNEIDER betreten. JENNINGS, der ausging von der regulativen Tätigkeit der Protozoen, speziell der Amöben konnte zeigen, daß diese Tiere keine fertige Struktur haben, sondern die Struktur erst im Momente des Bedarfes schaffen. Da seine grundlegenden Untersuchungen sich aber vor allem auf diese spezielle Gruppe der Einzelligen bezog, mußte ihm die Form, die Struktur als etwas mehr oder weniger nebensächlich erscheinen. Jede Reaktion ist für ihn eine Regulation; das Bedürfnis der Amöbe schafft das neue Organ, mit dem sie die Befriedigung dieses Bedürfnisses bewerkstelligt. Der Gedanke hat viel für sich, daß sich jeder Organismus in einem gewissen Gleichgewicht mit seiner Umwelt befindet, sobald aber eine Störung in den Beziehungen zu seiner Umwelt eintritt, dann tritt auch eine Veränderung in dem Verhalten des Tieres ein, das Tier versucht sich in denselben Gleichgewichtszustand zurückzusetzen, was ihm nach einigen Versuchen und

Fehlgriffen auch gelingt (Trial and Error). Bei diesem Gedanken-
 gange ist das Teleologische in der Reaktion des Tieres die Haupt-
 sache. — K. C. SCHNEIDER, welcher als früherer Histologe doch mehr
 Achtung vor der Struktur hat, vertritt immerhin einen ähnlichen
 Standpunkt. Auch der Reflex gilt ihm nicht mehr als ein einfaches
 mechanisches Antwortgeschehen, wie es dem Physiologen geläufig
 ist, sondern er versucht in ihm ähnlich wie WUNDT, der ja den
 Reflex als eine automatisierte Handlung auffassen wollte, ein
 teleologisches Element, eine Zweckvorstellung aufzuzeigen. Gerade
 an diesem Punkt aber, wo die schärfste Analyse am nötigsten wäre,
 versagt meiner Ansicht nach seine Beweisführung vollkommen.
 Denn deshalb, weil ein Mensch, der einen dunklen Gegenstand an
 seinem Kopfe vorbeischnitten fühlt, sei es nun ein Stein oder ein
 Spatz, mit dem Kopfe zurückfährt, wo doch offenbar die Vorstellung
 der Gefahr und die Zweckvorstellung des sich Schützens an der
 gleichen Reaktion wenn auch früher einmal beteiligt war, deshalb
 gleich bei sämtlichen Reflexen eine Zweckvorstellung als zentrales
 Glied anzunehmen, halte ich für ganz und gar ungerechtfertigt.
 An anderer Stelle, wo SCHNEIDER sich mit dem gleichen Probleme
 beschäftigt, setzt er sich noch leichter darüber hinweg, indem er
 erklärt, Reflexe gebe es nur an lebenden Organismen, in jedem
 lebendigen sei aber ein gewisses Maß von Bewußtsein, daher müsse
 auch beim Reflexvorgang Bewußtsein beteiligt sein. Der Beweis
 ist meines Erachtens jedenfalls nur obenhin versucht, überzeugen
 wird diese Argumentation niemanden, außer er glaubt im Vorhinein,
 daß Leben und Bewußtsein identisch sind. Dieser letzte Satz,
 welcher dem Laien so ganz und gar selbstverständlich erscheint,
 daß er von dem Zorne oder der Trauer der Bienen spricht oder
 von der Dummheit der Fliege (siehe FOREL's: „Leben der Insekten“),
 dünkt dem Mechanisten eine Ungeheuerlichkeit. Denn er geht ge-
 rade darauf aus, das Bewußtsein aus dem Gehirn und der darin
 aufgefundenen Struktur abzuleiten. Die Laien, die Monisten, die
 Vitalisten und die Tierpsychologen sprechen von der Tierseele, als
 ob das eine Selbstverständlichkeit wäre. Diese Art Gedanken-
 dichtung, Metaphysik, dem Tier bestimmte psychische Eigenschaften
 zuzuschreiben, auf Grund der Handlungen der Tiere ihrer Psyche
 gewisse Eigenschaften zu oder abzuspochen, hat unsere Wissen-
 schaft nicht gefördert.

UEXKÜLL blieb es vorbehalten, der Biologie eine entscheidende
 Wendung zu geben. Es soll nicht mehr Aufgabe des Naturforschers

sein, sich irgendwelche Vorstellung über die Seele dieses oder jenes Tieres zu bilden, sondern wir sollen klarstellen, welcher Gegenstand unserer Welt in der Welt des Tieres auch vorkommt. Ein Beispiel wird diese Fragestellung sofort klarstellen. In der Schlacht bei St. im August 1914 weideten zwischen unseren Batterien und dem Feinde eine Herde Rinder, welche sich durch den ungeheuren Lärm der Schlacht, das Krachen der Kanonen und das Platzen der Granaten und Schrapnells nicht im geringsten in ihrer Freßtätigkeit stören ließen. Dieses Ereignis war für sie einfach nicht da, der Gegenstand Kanone, Granate existierte so durchaus nicht in der Welt dieser Tiere, daß sie in ihrer Tätigkeit unbehindert weiter fortführen.

Es handelt sich also nicht darum, sich in das für uns vollkommen incommensurable Seelenleben eines Tieres zu versenken und auf diese Weise Tierpsychologie zu treiben, sondern darum, die Reaktionen der Tiere zu studieren, Reaktionen, welche durch den Ausschnitt aus unserer Welt, der auf sie wirkt, hervorgerufen wird. Diesen Ausschnitt aus unserer Welt nennt UEXKÜLL ihre Merkwelt. Hat KANT seinerzeit verkündet: Unsere Welt ist eine Welt der Erscheinung, SCHOPENHAUER noch einen Schritt weiter gehend: Die Welt ist unsere Vorstellung — so lehrt UEXKÜLL: Unsere Welt ist Merkwelt, d. h. wir kennen von der Welt, die uns umgibt, nur eine mehr oder weniger große Anzahl von Merkmalen, auf Grund welcher wir vermöge des Zwanges unserer Organisation unsere Welt aufbauen. Jedes einzelne Sinnesorgan eines Tieres oder eines Menschen ist bildlich gesprochen ein Filter, welcher nur einen Teil der Reize durchläßt. Ich erinnere nur daran, daß nach unserer heutigen physikalischen Vorstellung alle die Schwingungen im Äther, welche sich in 1 Sekunde mehr als 390 Billionen mal wiederholen, unseren Sinnesorganen verloren gehen, auf sie überhaupt nicht einwirken und Licht und Farbe nur durch die Schwingungen mit einer Frequenz von 400—700 Billionen in 1 Sekunde erzeugt werden. Unsere Sinnesorgane also treffen eine Auswahl. Und erst nach dieser Auswahl wird die Erregung in das Zentralnervensystem weiter geleitet auf isolierten Bahnen, welche im einfachen Falle in ein Nervenetz oder eine Gruppe miteinander verbundener Ganglienzellen, ein Zentrum, einmünden. Da werden die aus den einzelnen Sinnesgebieten kommenden Erregungen, also die einzelnen Merkmale zu einem Gegenstandskern, einem **Schema**, wie es UEXKÜLL nennt, zusammengefaßt. Um ein einfaches Beispiel zu geben. Der Gegenstand — eine vier-

eckige Bleiplatte — setzt sich zusammen aus den Merkmalen: vier-eckig, grau, schwer, hart, so und so groß, und er wird jedesmal wieder in meinem Bewußtsein auftauchen, wenn die gleiche Merkmalskombination vorkommt. (Er wird vielleicht manches Mal auftreten, wenn auch nicht alle Merkmale gegeben sind.) Unsere Welt setzt sich aus lauter solchen Gegenständen zusammen, denn die feste Verbindung einer derartigen Kette von Merkmalen nennen wir Gegenstand. Der Reichtum unserer Welt — bleiben wir vorläufig bei der anschaulichen Welt — beruht auf der Anzahl der Merkmale, welche unser Nervensystem getrennt aufzunehmen imstande ist und auf der Zahl der im Gehirne vorhandenen Schemata, d. h. der einer solchen Merkmalskombination entsprechenden, festen Verbindung von Elementen des Nervensystems.

Der Biologe sucht also bei den Tieren grundsätzlich nicht mehr ihre Psyche, sondern versucht die Merkmale festzustellen, welche in ihrer Merkwelt vorkommen und wenn sie hoch genug organisiert sind, die Schemata oder Gegenstandskerne aufzuzeigen, die dem Tiere erst zu eigen sind, wenn es Gegenstände in seiner Merkwelt besitzt; denn es gibt natürlich eine ungeheuer große Anzahl von Tieren, welche mit den wenigen Merkmalen und bei dem niedrig stehenden Zentralnervensystem nicht imstande sind, irgendwelchen Gegenstand aufzubauen. Wir würden aber nicht die ganze Fülle des Lebens fassen, wenn wir die Tiere lediglich vom Standpunkte ihrer Merkwelt betrachten wollten, denn jedes einzelne Tier gehört mit seinen Muskeln, seinen Drüsen, seinem Verdauungsapparat und Geschlechtswerkzeugen und mit seinen Handlungen zu der uns allen gemeinsamen Außenwelt, oder wie es UEXKÜLL nennt, zur Wirkungs-welt. Die Wirkungs-, richtiger Wirkenswelt, ist sozusagen die objektive Welt, die Welt der reflektorischen Organe, im Gegensatze zur rezeptiven Welt, der Merkwelt. Das Verhältnis dieser beiden Welten ist eines der kompliziertesten, deshalb habe ich ja auch schon früher gesagt, daß fast jeder Forscher seine eigene Lösung findet.

Je tiefer das Tier auf der Stufenleiter steht, desto mehr klappt der Unterschied zwischen beiden, manchmal scheint es überhaupt keine Verbindung zwischen den beiden zu geben. Dafür will ich sofort ein Beispiel geben. Eine Scyphomeduse schwimmt oder besser gesagt schwebt frei im Meere. Der Schirm wird durch die Ringmuskeln nach oben stark gewölbt und bei Erschlaffung der Ringmuskeln wieder abgeflacht. Darauf beruht die Schwimmbewegung. Schirmschlag nach unten infolge der Kontraktion der Muskeln ist

stärker als Schirmabflachung und der dadurch erfolgende Schlag nach oben, daher treibt die Meduse an der Oberfläche des Meeres. Durch diese Schirmbewegung wird auch der Magen rhythmisch erweitert, es wird also gleichzeitig mit der Bewegung des Wassers auch die Nahrungsaufnahme und die Atmung sicher gestellt. Die reflektorischen Leistungen Schwimmen, Fressen, Verdauen und Atmen sind also auf diese Art und Weise gegeben. Die Rezeptionsorgane bestehen nur aus acht runden Körpern, primitiven Statocysten, in denen ein Steinchen auf ein Kissen von Nervenfasern aufschlägt und derart einen einzigen Reiz erzeugt, welcher dem Nervensystem dieser Meduse zugeleitet wird. Von wem immer die Erschütterung der Meduse herrührt, die sie beispielsweise erfährt, ob sie von einer Welle an einen Stein angeworfen wird oder ob sie sich zwischen den Algen verfängt, das ist ihr ganz und gar unerfahrbar, unzugänglich. Wenn man alle Randkörper mit der Schere entfernt, bis auf einen, schlägt sie ruhig weiter, erst wenn auch dieser letzte Randkörper festgehalten wird, stellt sie ihre Bewegung ein. Ihr eigener Körper erzeugt den Reiz in ihrem Randkörper, welcher den rhythmischen Ablauf ihrer Schwimmbewegung zur Folge hat. Sämtliche Einflüsse der Außenwelt, der Merkwelt, sind nur imstande, die Bewegung des Steinchens zu fördern oder zu hemmen. Sie kommt, so scheint es, mit einem einzigen Merkmal in ihrer Welt aus. Daß die Wirkungswelt, zu der ja auch die eigenen reflektorischen Organe gehören, bis hinauf zum Menschen weitaus die Merkwelt überragt, geht aus dem Verhalten der Jakob Pilgermuschel — *Pecten jacobaeus*, das wiederum UEXKÜLL zergliedert hat, unzweideutig hervor. Das hoch komplizierte Auge von *Pecten jacobaeus* ist allgemein bekannt. Cornea, zwei Sehzellschichten, seitwärts und hinten durch Pigment isoliert, eine Linse, ja selbst Muskeln zur Akkommodation des Auges sind vorhanden — mit einem Wort — höchst komplizierte Wirkungswelt. Und dennoch wie einfach ist noch diese Merkwelt! Ein Schatten, von wo immer er auch auf das Tier fällt, welches ja in seinem ganzen Mantelrand eine große Anzahl Augen besitzt, bewirkt, daß die kurzen Tentakel sich von den Augen wegstrecken und auf diese Weise dem Tier freien Ausblick gegen die androhende Gefahr bieten. Der ärgste Feind dieses Tieres ist der Seestern. Wenn also jetzt ein Gegenstand, der ungefähr die Größe eines Seesternes besitzt, sei es nun die menschliche Hand oder eine gleich große Bleiplatte in einiger Entfernung vor dem Tiere erscheint, so erschlaffen die großen Tentakel, dadurch strömt Wasser in sie ein und sie flattern dem Feind

als „Wimpel“ entgegen. Wenn jetzt der chemische Reiz, welcher von dem Seestern ausgeht, auf die Tentakel zu wirken beginnt, werden die Schließmuskel der Schale erregt, sie klappt zusammen und die Muschel schwimmt rückwärts. Wir können aus der Analyse dieses Vorganges behaupten, daß in der Merkwelt der Muschel das Merkmal „so groß wie ein Seestern“ vorkommt, daß aber dieses Merkmal weiter mit keinem anderen Merkmal wie Farbe oder besondere Form verknüpft, sondern lediglich mit dem bestimmten chemischen Reiz, welcher also von einem anderen Sinnesorgan geliefert wird, gekuppelt ist. Das Merkmal der Größe „ungefähr so groß wie“, ist gewiß von dem Merkmal einer bestimmten Form noch weit entfernt. Diese drei Merkmale Schatten, handgroße Fläche, chemische Veränderung reichen in der Merkwelt der Pilgermuschel aus, um den Gegenstand „Feind“ entstehen zu lassen, zumal da diese drei Merkmale noch in einem bestimmten zeitlichen Verhältnis stehen, ein Zeitschema, wie sich UEXKÜLL ausdrücken würde. UEXKÜLL meint nun, daß ein Merkmalskomplex erst dann zu einem Gegenstande geformt wird, wenn diesen einzelnen Merkmalen eine feste räumliche Verknüpfung der Zellen im Zentralnervensystem entspricht, eine feste Verknüpfung, die er Schema nennt. Dieses Schema bildet in primitiver Art die Form der Gegenstände der Umwelt wieder. Wenn z. B. der Hecht auf eine sich drehende weiße Blechscheibe losstürzt und zuschnappt, wie man es beim Fischen mit der Schleppsnur zu beobachten Gelegenheit hat, so schließt der Biologe daraus, daß in dem Hirn des Hechtes ein räumliches Schema für die Beute vorhanden ist, welches in der allereinfachsten Form sowohl eine bogenförmige Begrenzung oben als unten besitzt und durch das Bild dieser Blechscheibe erregt wird. Von dem Schema Beute gehen die Verbindungen zu den reflektorischen Organen, welche das Hinschwimmen und Zuschnappen besorgen. Durch Vereinfachung der Nachbildung des Beutetieres kann die Biologie schließlich auf das Schema schließen. Es ist natürlich für den Forscher eine große Gefahr aus dem Gegenstande der Merkwelt auch auf die bestimmte Form des Schemas im Hirn schließen zu wollen, einer Gefahr, der UEXKÜLL, wie ich meine, nicht immer entgangen ist. Denn es wäre ganz gut möglich, daß das Schema mit dem Bilde auf der Netzhaut nicht die geringste räumliche Ähnlichkeit hätte, also z. B. dem Bilde eines Kreises ein dreieckiges Schema zugeordnet wäre. Es ist allerdings am einfachsten anzunehmen, daß das Formschema im Gehirn nur eine vereinfachte Abbildung des

Bildes auf der Netzhaut ist. Die Tatsache aber, daß auch beim Menschen die Fasern und Zellen in der Sehbahn und in der Sehrinde genau so liegen wie in der Retina, — die Fasern aus der Dorsalhälfte der Retina liegen in der Sehbahn dorsal, die aus der ventralen ventral — würde nur dafür sprechen, daß das Projektionsbild auf der Sehrinde dem Bilde auf der Retina ziemlich genau gleiche. In der Sehrinde würden also die Zellen in der gleichen Art erregt werden wie in der Retina. Das Projektionsbild ist aber nicht das Schema. Von dort erst muß die Erregung zu dem bereit liegenden Schema fließen, dessen Form man daraus zu erschließen vermöchte, daß man die verschiedenen Gegenstände, welche gleiche Reaktion bewirken, auffindet, so daß man dann von dem Unterschied der Gegenstände absehen und sozusagen das „Urbild“ dieser Gegenstände als Schema ansprechen könnte.

Es ist nun sehr reizvoll, die bisher absichtlich oder unabsichtlich durchgeführten Untersuchungen über die Merkwelt der Tiere, vor allem da wo es vielleicht noch am leichtesten ist, auf dem Gebiete der Formwahrnehmung zu verfolgen.

Der Organismus, der auf der Stufenleiter der Organisation recht tief steht und dessen Merkwelt bereits Formen enthält, wie sich die Biologie ausdrückt, oder auf den eine bestimmte Form als spezifischer Reiz wirkt, wie es die Physiologie ausdrückt, ist der Regenwurm. Ich will hier absehen von den Aktinien, bei denen bekanntlich *Sagartia* sich die von Einsiedlerkrebsen bewohnten Schneckenschalen aussucht, um sich darauf festzusetzen, ja wenn sie auf der Schale einen ungünstigen Platz hat, sich einen besseren Platz auszusuchen imstande ist, denn es steht die genaue Analyse dieser Handlung noch aus, doch wird man bereits in der Merkwelt der Aktinien ohne bestimmte Formen nicht auskommen. — Also zurück zum Regenwurm. Schon DARWIN hatte entdeckt, daß die Regenwürmer verschiedene Objekte in ihre Erdlöcher hineinziehen, vor allem Blätter. Diese Blätter werden aber mit der Spitze voran hineingezogen, wie es am zweckmäßigsten ist, nicht etwa mit dem Stiel oder mit der Breitseite. Rhododendronblätter aber, welche sich an der Basis leichter zusammenrollen lassen, werden mit der Basis vorne in die Röhre hineingezogen. HANEL konnte zeigen, daß der Regenwurm Dreiecke aus Papier immer mit dem kleinsten Winkel vorne in sein Erdloch hineinzieht und zwar nachdem er das Dreieck einmal umkrochen hat. Diese Leistungen werden auf die Angaben des Muskelsinnes begründet. Anstatt also mit der alten Tier-

psychologie zu sagen, der Regenwurm empfindet die Länge der Seiten und schließt daraus, daß der spitze Winkel am leichtesten in seine Höhle hineingezogen werden könnte, sagt der Biologe: In der Merkwelt des Regenwurms kommen Dreiecke vor. Während im ersten Fall alle möglichen Annahmen metaphysischer Art gemacht werden müßten, wird im zweiten Falle wirklich nur in exakter Weise das Verhalten des Regenwurms auf die einfachste Formel gebracht.

Wenden wir uns einer höheren Gruppe zu, den Arthropoden und greifen z. B. die Klasse der *Arachnoidea* heraus. Das Verhalten der Kreuzspinne ist recht genau untersucht worden. Gewiß besitzt das Tier, welches ein hoch kompliziertes Radnetz baut und diesen Bau den jeweils herrschenden Umständen anpaßt, eine hoch entwickelte Merkwelt. Aber man ist doch verblüfft, wenn man sieht, daß das Schema eines Beutetiers schon so genau differenziert ist, daß eine gewöhnliche Fliege, die sich im Netz gefangen hat, ruhig verzehrt wird; wenn es dagegen eine Biene oder eine Bienenmimikry treibende Fliege *Helophilus* ist, so rührt die Spinne diese Beute nicht an, sondern zieht sich in ihr Netz zurück. Hier ist die Trennung von Futter und Feind bereits deutlich vollzogen und der Gegenstand Beute merkmalsreicher als der „gleiche“ Gegenstand in der Anschauung eines Städters.

Ziehen wir nun die Libellen in den Kreis unserer Betrachtungen.

Ich gebe einen kurzen Auszug aus den Versuchsprotokollen. Die Versuche wurden von Mai bis November in Südungarn angestellt — ein auffallend warmer Herbst begünstigte die Versuche. — Ein etwa 1 cbm großer Käfig — Holzrahmen mit grünem Flor überspannt — diente dazu, operierte Tiere längere Zeit beobachten zu können.

Die Libellen besitzen bekanntlich Facettenaugen und Ocellen. Die Ocellen sind sehr kompliziert gebaut, besitzen eine Linse, 2 Schichten von Sehzellen, ein Tapetum usw.

Die Fragen, die beantwortet werden sollten, waren folgende:

1. Benötigen die Libellen die Ocellen zum Fliegen und Orientieren?

2. Wie fliegen die Libellen mit nur einem Seitenauge — kommt ein binokularer Sehakt vor?

3. Wie schaut das Schema des Beutetieres aus?

12./8. 3 h nachm. Einer Libelle sämtliche Stirnocellen entfernt. Vielleicht bei der Operation leicht gedrückt, da sie zwischen den Armen einer feinen Pinzette vorsichtig gehalten wurde. Sie fliegt während des ganzen Nachmittags nicht mehr.

4 h. Lebhaftes Flügelschlagen, ohne aber mit den Füßen loszulassen.

13./8. früh. Sie sitzt ganz normal, Fliegen und Mücken, die ihr in den Käfig hineingebracht werden, nimmt sie nicht. — Sie sitzt manchmal so, daß sich ihre Flügel verbiegen.

Im Laufe des Vormittags fängt sie an herumzufliegen.

$\frac{1}{2}$ 4 h nachm. Sie wird im Freien ausgelassen, fliegt zuerst genau in der Richtung der Sonnenstrahlen, der Sonne den Rücken zugekehrt, etwa 6 m, dann macht sie scharf kehrt und fliegt in der genau entgegengesetzten Richtung weg.

13./8. 2 h nachm. Einer Libelle, die zwischen den Fingern gehalten wird, werden die Ocellen exstirpiert. Nach einer kurzen Pause wird sie in den Käfig gesetzt. Sie fliegt sofort in die dunkelste Stelle des Käfigs.

3 h nachm. Fliegt viel herum, wobei sie fortwährend mit dem Kopfe in die Decke des Käfigs stößt (das kommt aber bei jeder frisch gefangenen Libelle vor).

4 h nachm. Wird frei gelassen und fliegt geradeaus weg, ohne daß man einen Unterschied zwischen ihr und einer normalen bemerken kann.

15./8. Bei 2 Libellen werden die Ocellen lackiert. Die eine fliegt ohne Zögern und so rasch fort, daß eine weitere Beobachtung unmöglich ist, die andere bleibt über Nacht im Käfig und fliegt am 16./8. ohne irgendein Zeichen der Störung fort.

16./9. 2 h nachm. 2 Libellen werden die Ocellen lackiert und ein feiner Seidenfaden an den Hinterleib gebunden, die Tiere dann auf je eine Zweigspitze eines Johannisbeerstrauches gesetzt. Sie fliegen wiederholt mit aller Sicherheit auf und finden auch richtig wieder Sitz. — Die eine fliegt, nachdem der Seidenfaden besser gebunden, wiederholt sehr schön fort und sucht sich einmal hoch, einmal niedrig einen neuen Ruheplatz. — Wird am Seidenfaden zurückgeholt.

16./10. $\frac{1}{2}$ 3 h nachm. Einer Libelle werden sorgfältigst beide Facettenaugen lackiert, die Ocellen frei gelassen. Während alle anderen Libellen an der Decke des Käfigs sitzen, sitzt diese am Boden. Freigelassen fliegt sie gleich fort, stößt aber an den nächsten Baum und schwebt dann steil in die Höhe. — Beobachtung weiter unmöglich.

17./10. Bei 2 Libellen werden nur die Facettenaugen lackiert. — Die erste fliegt gleich weg, die 2. später, beide fliegen geradeaus.

2./11. $\frac{1}{2}$ 3 h nachm. 3 Libellen die Seitenaugen lackiert, Stirn-

augen frei. Seidenfaden um das Abdomen. — Die Tiere fliegen von selbst auf. — Beim Anfliegen an den Ruheplatz beobachte ich deutlich Unsicherheit, z. B. fliegt eine wiederholt an eine Mauer an. In der Dämmerung — von $\frac{1}{4}$ 5 h an — fliegt keine mehr auf. 2 sitzen auf der Erde, eine auf einem Holzstoß.

3./11. $\frac{1}{2}$ 9 h früh. In der Sonne werden alle sehr lebendig. Eine befreit sich aus der Seidenschlinge und fliegt weg, indem sie in Spiralen höher steigt.

4./11. 2 h nachm. 2 Libellen werden beide Facettenaugen weggeschnitten, sie fliegen auf einem freien Platz gleich fort, ohne daß man eine Unsicherheit merkt.

6./11. 3 h nachm. 2 Libellen werden Stirn- und Seitenaugen lackiert. Sie bewegen anfangs heftig die Flügel, fliegen aber nicht, sondern bleiben sitzen.

7./11. 3 h nachm. 4 Libellen werden die Stirnaugen und die obere Hälfte der Seitenaugen lackiert. Kurze Zeit — einige Minuten — sitzen sie am Boden, dann fliegen sie sehr steil in die Luft. 2 steigen kirchturmhoch und verschwinden, 2 andere fliegen auf 2 hohe Bäume und setzen sich dort nieder.

10./11. 3 h nachm. 2 Libellen werden die Stirnaugen und die obere Hälfte der Seitenaugen lackiert. Sie fliegen gleich hoch und rasch weg.

2 Libellen werden die Stirnaugen und die untere Hälfte der Seitenaugen lackiert. Auch sie fliegen hoch und rasch weg.

15./11. 2 Libellen werden die Stirnaugen und die obere Hälfte der Seitenaugen lackiert. Eine fliegt gleich ohne Verzug weg, sehr hoch, weitere Beobachtung unmöglich; die andere fliegt später ohne Störung weg.

Versuche über den Wert des binokularen Sehens.

31.7. 2 h nachm. Einer Libelle werden die Ocellen und das rechte Seitenauge lackiert. — Nach einigen vergeblichen Bemühungen, den Lack zu entfernen, benimmt sie sich ganz normal, fliegt fort, wird durch einen Seidenfaden am Weiterwegfliegen verhindert. Fliegt einige Male von ihrem Sitze auf und kehrt zurück. Wenn sie am Seidenfaden von ihrem Sitze weggezogen wird, fliegt sie weiter und setzt sich mit vollkommener Sicherheit auf ein Blatt. — Die Haltung ist normal, der Kopf wird beim Fliegen nicht bewegt.

3 h nachm. Es wird auch das linke Seitenauge lackiert, sie versucht den Lack abzuwischen und sitzt nach dem vergeblichen

Versuche ruhig. Wenn ich sie mit Hilfe des Seidenfadens zum Fliegen zwingen, so fliegt sie in größeren oder kleineren Spiralen, stößt an allen in der Nähe befindlichen Gegenständen (Strauch, Tisch, Sessel, Käfig) an und ist selbst bei richtigem Anfliegen an einen Gegenstand nicht imstande, sich anzuklammern. — Kommt sie auf die Erde, so klammert sie sich an und fliegt nicht weiter. Solange sie ein Blatt hält, fliegt sie nicht, auch wenn man sie mit dem Faden in die Luft hebt, erst wenn man ihr das Blatt entreißt, fängt sie zu fliegen an.

2./8. Einer Libelle wird das rechte Seitenauge mit der Schere entfernt. Sie sitzt fast normal, fliegt aber merkwürdig kurz und ungeschickt.

10./9. 3 h nachm. 2 Libellen werden alle Augen mit Ausnahme eines Seitenauges lackiert. Sie fliegen geradeaus und ohne Unsicherheit.

Einer Libelle wurden alle Augen mit Ausnahme des halben linken Seitenauges lackiert. Sie fliegt nicht mehr, sondern bleibt sitzen. — Bei Ausbohrung der Stirnagen wird wiederholt augenblicklich starker Tonusfall im ganzen Tiere beobachtet. Deshalb wurde für die Mehrzahl der Fälle die Lackierung vorgezogen.

Aus diesen und zahlreichen anderen Versuchen geht hervor, daß die Libellen normalerweise die Ocellen zur Orientierung und beim Fliegen nicht benutzen; die Ocellen reichen aber bei Ausschaltung der Seitenaugen aus, um eine grobe Orientierung im freien Raume zu gewährleisten, — genügen aber nicht, das Anfliegen, Niedersetzen, Ausweichen zu leiten. — Es reicht ein Seitenauge aus, um einer Libelle das richtige Fliegen, Niedersetzen zu gewährleisten. — Die genaue Form des Zweiges oder Blattes, auf welches sich die Libelle niedersetzt, wird durch das eine Seitenauge soweit richtig wiedergegeben, daß an der Libelle kein Zögern oder unsicheres Anfliegen bemerkt wird, wie es bei der Orientierung durch die Ocellen allein der Fall ist. Eine Libelle mit nur einem halben Seitenauge benimmt sich wie eine blinde.

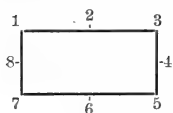
Es scheint, daß die Ocellen zur Einstellung des Tieres gegen den Horizont, die Seitenaugen der Formwahrnehmung dienen.

UEXKÜLL hat gerade bei der Analyse der Handlung dieser Tiere seine Lehre vom Schema aufgestellt. Zuerst einmal einige Worte über die Kopfbewegungen. Die beiden Augen der Libellen bilden, worauf UEXKÜLL aufmerksam gemacht hat, zusammen gerade eine Kugel, woraus die Größe des Gesichtsfeldes hervorgeht. Wie be-

kannt zeigen die Libellen außerordentlich deutlich eine kompensatorische Kopfbewegung. In dem Moment, wo eine Libelle nach einer Richtung gedreht wird, sagen wir in einer horizontalen Ebene um eine vertikale Achse, werden die Augen mit dem Kopfe in entgegengesetzter Richtung gedreht, damit die Bilder der Umgebung auf der gleichen Stelle der Netzhaut auffallen können. Beim Vorwärtsfliegen aber werden die Augen nicht bewegt, obwohl die Bilder an den Seiten doch auch vorüber ziehen, deshalb, meint UEXKÜLL, weil die Halsmuskeln von rechts und links entgegengesetzte Impulse empfangen, die sich gegenseitig aufheben. Nach meinen Versuchen müßte man diese Erklärung noch etwas ergänzen. Ich habe bei den Libellen gesehen, daß sowohl Exstirpation, als auch Schwärzung des einen Auges mittels Lacks, wobei auch die Stirnaugen der gleichen Seite ausgeschaltet wurden, weder Veränderung der Haltung des Kopfes, noch Abweichung im Fluge zur Folge haben; eine solche Libelle fliegt mit gerade gehaltenem Kopf gerade aus. Man müßte also die Annahme machen, daß das Wandern der Bilder nur auf einem Auge nicht ausreicht, um die Drehung des Halses zu bewirken. Auch das Anfliegen an einen Zweig oder Ast wird mit einem Auge ohne Schwierigkeiten bewerkstelligt. Es kommt also beim Sehen der Libelle ein binokularer Prozeß nicht in Frage, wie ich glaube, ein Hinweis darauf, daß das Schema noch relativ einfach sein wird. Die Impulse, welche von der Retina eines Auges ausgehen, um dem Kopf die gleiche Stellung im Raum zu erhalten, sind zu schwach ihn zu bewegen, wenn sie nicht durch die gleich gerichteten Impulse des zweiten Auges unterstützt werden. Wenn beide Augen geschwärzt sind, kommt es nicht mehr zur Bewegung des Kopfes. Der Kopf wird ganz ruhig gehalten, ob das Tier gedreht wird oder nicht. Daraus ist der Beweis einwandfrei abzuleiten, daß die Bewegung des Kopfes infolge Kontraktion der Halsmuskeln von der Reizung beider Retinae abhängt. Der Wert dieser Kopfbewegung liegt darin, daß dadurch dem Tier die Außenwelt in Ruhe gezeigt wird und ein fliegendes Beutetier sich um so deutlicher von dem feststehenden Hintergrunde abheben wird.

Wie sind nun die Formen beschaffen, welche bei den Libellen als Reiz wirken? Wie beschaffen ist das Schema des Beutetieres in dem Hirne der Libelle? Weil die Lehre vom Schema eine grundlegende ist, an welcher sich die Geister scheiden, will ich etwas ausführlicher bei den Libellen verweilen. Auf der Netzhaut einer Libelle erscheint das Bild eines Insektes. Dieses Bild ist, wie wir nach den Untersuchungen

EXNER's wissen, ein aufrecht stehendes, recht deutliches Bild der Außenwelt. Von der Retina ziehen die Optikusfasern zur Sehsphäre des Gehirns. Es sei die Analogie mit dem Säugergehirn gestattet. Dort entsteht das Projektionsbild des Retinabildes dadurch, daß jeder einzelnen Retinazelle eine bestimmte Faser und dementsprechend wieder eine bestimmte Zelle zugeordnet ist. Auf der Hirnrinde liegt also jetzt nicht mehr so wie beim Bilde auf der Retina die ganze Landschaft samt dem Insekt, sondern nur die Neuerregung durch das Insekt, eine negative Schwankung der Nervenzellen, in einem Bereiche, der genau der scharfen Silhouette des Beutetieres entspricht. Dieser Umriß des Beutetieres kann natürlich auf jeder beliebigen Stelle der Sehsphäre liegen und dennoch wird sein Erscheinen mit der gleichen Reaktion beantwortet. Da es eine unmögliche Vorstellung ist, daß die bestimmte Reizkombination, sagen wir im einfachsten Falle ein Rechteck als Projektionsbild so oft mal mit dem motorischen Kerne der Halsmuskelnerven in Verbindung stünde, als es angeht, dieses Rechteck auf der Sehsphäre aufzutragen und zwar nicht nur immer in der gleichen Lage nebeneinander liegend, sondern auch so,



daß z. B. das Rechteck auf der Sehsphäre erscheint, indem der Punkt 1 des Rechteckes auf die Zelle 2 zu liegen kommt, oder auf Zelle 3, aber auch so, daß Punkt 1 auf Zelle No. 8, Punkt 8 aber nicht auf Zelle No. 7, sondern auf No. 6 zu liegen kommen und daß jedesmal von dieser Gruppe von 8 Zellen eine feste Verbindung zu dem lokalisierten Erinnerungsbilde hinüber zöge, so darf man sie ruhig ablehnen. Es müßte nämlich dementsprechend eine Ganglienzelle nicht 3, sondern vielleicht 10000 Fortsätze haben, welche als bestimmte Leitungsfasern zu anderen Zellen hinzögen. UEXKÜLL meint nun, daß das lokalisierte Erinnerungsbild, wie man sich psychologisch ausdrücken kann, das Schema bei der bestimmten Erregung der Sehsphäre anspräche, sagen wir so, wie in der sekundären Spirale bei einem Induktionsapparate durch Induktion ein Strom entsteht. Die physikalische Analogie hierbei ist gänzlich Nebensache. Das Entscheidende ist die Annahme einer solchen irgendwo im Gehirn liegenden festen Verbindung — ich vermeide absichtlich das Wort Zelle —, eine Verbindung, welche die Form des Umrissses, im Falle des Beutetieres bei den Libellen also ein außerordentlich einfaches Umrißbild dieses Tieres wiedergibt. Durch das Schematisieren der Form eines Beutetieres könnte man also schließlich so weit kommen, daß man den Prozeß des Vereinfachens nicht

mehr der Sehsphäre überläßt, sondern sofort die Form des Schemas als Projektionsbild auf der Sehsphäre erscheinen ließe, wodurch das Schema erregt und dann die charakteristische Reaktion ausgelöst würde. Seit EXNER wissen wir, daß die Libelle aber nicht nur auf Beutetiere losstürzt, sondern daß sie auf Papierschnitzel oder ein dürres Blatt losfliegt. Ich will kurz einen solchen Versuch schildern. Die Libelle sitzt auf dem vorragenden Aste eines Johannisbeerstrauches, der auf und ab schwankt. Es fliegt eine kleine Mücke in einer Entfernung von 2 m vorbei. Der Klammerreflex wird gehemmt, die Beine lassen los und die Libelle fliegt gerade auf die Mücke los, packt sie im Fluge und trägt sie auf ihren Standort, wo sie dann die Mücke verzehrt. Es fliegt eine große Fliege vorbei, die Libelle läßt sie ungehindert ziehen, nicht etwa deshalb, weil die Nahrungsaufnahme bereits eingestellt worden ist, sondern nur deshalb, weil durch das Bild der großen Fliege das Beuteschema nicht erregt wurde — so würde der Biologe antworten. Ist das Bild vielleicht lediglich zu groß? Dem kann wohl nicht sein, denn eine kleine Mücke, welche in einer Entfernung von $\frac{1}{2}$ m vorbeifliegt, wird genau so viel Retinulazellen erregen, als das Bild der großen Fliege, welche in einer Entfernung von 2 m vorbeifliegt. Also ist es die Form des Objektes, welches das Entscheidende ist? Nun werfe ich ein Papierkügelchen in einer Entfernung von 2 m mit einer Geschwindigkeit von etwa 2 m in der Sekunde in gleicher Höhe mit dem Standort der Libelle, die Libelle rührt sich nicht. Jetzt lasse ich aber ein Blättchen Seidenpapier, das vielleicht $\frac{1}{2}$ qcm groß ist, in der Luft schweben, nach 1 oder 2 Sekunden stürzt sich die Libelle darauf, packt aber nicht zu, sondern kehrt unmittelbar vor dem Objekt wieder um. Wenn man Glück hat, kann man diese Reaktion 3—4mal wiederholen, öfter gelang es mir nicht. Auch gelingt der Versuch mit braunem oder grauem Seidenpapier besser, als mit weißem Seidenpapier. Sehr wahrscheinlich ist es, daß die Helligkeit des Papiers ein Merkmal mehr mit sich bringt, welches das rasche Anklingen des Schemas verhindert. Das Merkwürdige ist nun, daß hier nicht die Form des Gegenstandes von irgendeiner Bedeutung ist, sondern vielmehr das langsame Fliegen oder Schweben eines Objektes von einer gewissen Größe. Daß also in dem Schema Beutetier zuerst ganz deutlich die Bewegungsart, rasch oder langsam eine Rolle spielt, das könnte man ja gerade noch physiologisch begreiflich machen. Die Schwierigkeiten aber wachsen, wenn in der Merkwelt eines

Tieres eine ganz bestimmte Bewegungsform eine Rolle spielt, z. B. bei den Liebestänzen der Attiden, Spinnen, bei denen die Männchen durch ganz merkwürdige Tanzstellungen die Weibchen in geschlechtliche Erregung versetzen. Man kann auch für eine Bewegungsform noch ein räumliches Schema ausdenken. Wir wollen auf diese Frage später noch einmal zurückkommen. Die Libelle packt aber das Papierschnitzelchen doch nicht, also muß eine mehr oder weniger bestimmte Form letzten Endes doch dem Schema Beutetier zugrunde liegen, nur beginnt das Schema Beutetier nicht etwa mit dem Formschema, sondern mit einem Bewegungsschema. UEXKÜLL hat versucht die Umriss eines Beutetieres in Papier auszuschneiden, also typische Silhouetten geschnitten und berichtet, daß er nicht imstande war, die Urbilder der gejagten Tiere herzustellen, denn die Libelle reagiert gewöhnlich nicht darauf. Es war also nicht möglich, die Form des Schemas im Gehirne der Libelle anzugeben. Ich ging das Problem von einer anderen Seite an, indem ich nicht versuchte, die Silhouetten auszuschneiden und den Libellen vor die Augen zu bringen — es geht aus UEXKÜLL's Angaben nicht hervor, ob er die Silhouetten fliegen ließ oder nicht —, sondern ich setzte die Mücken, welche den Libellen zur Nahrung dienen, in einem großen geräumigen Käfig aus hellgrünem Gazestoff. Die Mücken und kleinen Fliegen krochen auf diesem Stoff herum, niemals aber sah ich, daß eine Libelle eine solche Fliege, die auf dem Stoff herumklettert, gepackt und verzehrt hätte, sondern sie verhungert. Die Libellen können also nur fliegende Beutetiere haschen — etwas ganz anderes ist es natürlich, wenn man den Freßreflex auslöst, indem man zwischen ihre Kiefer eine Mücke bringt. — Das Schema Beutetier besteht mithin nicht nur aus dem vereinfachten Bilde einer Mücke, sondern als erstes und wichtigstes Merkmal der Beute hat zu gelten das langsame Auf- und Abschweben der kleinen Mücke, welches noch am besten nachgeahmt wird durch das Schweben eines Stückchen Seidenpapiers, das durch einen Windhauch während des Heruntersinkens auch wieder ab und zu leicht gehoben wird.

Wenn man sich das noch räumlich darzustellen versucht — und die Biologie stellt ja nach UEXKÜLL geradezu das Postulat nach anschaulichen Vorstellungen —, so müßte man die flächenhafte Silhouette noch mit einer zweiten räumlichen Anordnung, der Flugbahn, also z. B. einer Sinuswelle vereinigen und bekommt dann für das im Gehirn liegende Schema selbst nicht mehr flächenhafte Bilder, sondern wirkliche Körper. Die Schwierigkeit wird daher immer

größer, wenn verschiedene Sinnesgebiete zusammenwirken und auch ein Zeitschema oder ein Bewegungsschema notwendig ist, um die charakteristische Handlung des Tieres auszulösen.

Alle diese Schemata zusammen bilden nach UEXKÜLL die Gegenwelt des Tieres. Psychologisch gesprochen kennt das Tier nur seine Gegenwelt, von etwas anderem kann ihm ja nie Kunde werden, ein Gegenstand der Außenwelt, welcher an kein Schema anklingt, wird nicht beachtet, existiert für das Tier nicht, kann also aus seiner Merkwelt ruhig ausgeschlossen werden.

Das wäre also ein völliger Triumph der Nativisten über die Empiristen. Das Tier ist in seine Merkwelt eingeschlossen und bringt seine Gegenwelt als Erbgut völlig fertig mit zur Welt. Die Tiere haben aber doch auch die Fähigkeit zu lernen und dies geht auf die plastische Kraft des Gehirns zurück, wie man sich in der Zoologie ausdrückt. Diese plastische Fähigkeit besteht darin, daß es möglich ist, neue Schemata zu erwerben, indem z. B. eine gewisse Reizkombination so oft auf der Sehsphäre, dem Abklatsch der Netzhaut im Zentralnervensystem, erscheint, bis sich dafür eine neue räumliche Kombination in dem Gehirne bildet, also ein neues Schema auftritt. Jede dauernde Neuerwerbung einer Erfahrung wäre nur durch diese Fähigkeit möglich. Bei den Tieren wäre diese Eigenschaft aber recht beschränkt, speziell dann, wenn man dem Tier die Bildung eines wirklich neuen ganz außerhalb seiner eigentlichen Merkwelt liegenden Schemas abverlangt. Ein Beispiel dafür gibt uns der Formensinn der Hymenopteren.

Zwar hat PLATEAU auf Grund seiner Versuche behauptet, daß die Arthropoden Formen nur sehr schwer und schlecht unterscheiden können, doch schon FOREL gelang es, eine Hummel und eine Wespe auf allereinfachste Formen zu dressieren. Er gab ein wenig Honig auf eine runde Scheibe; wenn die Wespe zurückkehrte, nachdem sie bereits Honig von der Scheibe geholt hatte, so flog sie gerade auf die Scheibe hin, um sich dort wieder Honig zu holen, auch wenn auf der Scheibe jetzt kein Honig lag, wohl aber daneben auf einem anders geformten Papierstück. FOREL konnte sie auch auf einen schmalen Streifen Papier oder auf ein Papierkreuz dressieren. Man kann also sagen, daß ein Schema in dem oberen Schlundganglion der Wespe und der Hummel für die Form des Kreuzes, des Streifens und des Kreises vorhanden ist. Sicherlich haben diese einfachen Formen, die ja sonst in der Merkwelt der Wespe nicht vorkommen, gewisse Anklänge an die Merkwelt dieser Tiere und man kann sich

ganz gut vorstellen, daß das Schema der Scheibe, bei bestimmten Blumen erregt wird, bei anderen Blumen das Schema des Kreuzes.

v. FRISCH, der diese Versuche im großen wiederholte, schnitt in' der ersten Reihe seiner Versuche elliptische und sternförmige Schablonen aus, die in der Mitte von einem Loch durchbohrt waren. In diesem Loch stak ein mit Honig gefülltes Glasröhrchen. Diese Schablonen wurden nun auf einem Tisch befestigt, es gelang ohne große Schwierigkeit, die Bienen dadurch, daß z. B. nur in die Röhrchen der sternförmigen Schablonen Honig gebracht wurde, die Bienen auf diese Formen zu dressieren. Im Verlauf von 3 Tagen waren 90 % der anfliegenden Bienen auf die sternförmigen Schablonen dressiert. Diese Versuche wurden dann in verbesserter Form wiederholt. v. FRISCH nahm gleichgroße Holzkästchen. An einer Seitenwand war ein Loch von $1\frac{1}{2}$ cm Durchmesser angebracht und wie als Gasthausschild eine höchst vereinfachte Blumenform darüber gemalt. Er arbeitete mit zwei Schemen, dem Schema eines Kompositenkelches und dem einer Enzianblüte. Wenn man in das Kästchen mit dem Kompositenschild z. B. Honig hineinbrachte und das mit der Enzianblüte leer ließ, so flogen die Bienen zu dem Kompositenschild schon nach wenigen Stunden, wenn auch selbstverständlich die Lage der Kästchen zueinander immerzu vertauscht wurde, um die bekannte Orientierung der Bienen an bestimmten Stellen des Raumes auszuschalten. Dadurch ist der Beweis geführt, daß ein relativ einfaches Schema ein ganz einfacher Stern oder eine Strahlenform in der Merkwelt der Bienen vorkommt. Ebenso konnte er z. B., wenn er zu einem Schild eine solche Scheibe wählte, deren linke Hälfte einmal gelb und ein andermal blau, deren rechte Hälfte in umgekehrter Folge einmal blau und einmal gelb war, die Bienen auf diese Schilder dressieren. Es kommt also das Merkmal rechts und links in der Merkwelt der Bienen vor. Und nun stellt sich der schon früher angekündigte Fall ein, daß ein Schema, welches dem Tier ganz fremd ist, auch wenn es ganz einfach ist, auf das Tier nicht wirken kann; es gelingt nämlich nicht, Bienen auf Dreiecke oder Vierecke oder sonst irgendwelche künstliche geometrische Formen zu dressieren. Es ist das biologisch vollkommen einleuchtend, denn die Bienen besitzen in ihrem Leben keine irgendwie geartete Beziehung zu unseren geometrischen Formen, es sei denn auf Sechsecke, die aber leider in den Versuchen von v. FRISCH nicht in Betracht gezogen wurden. Das Bienenhirn besitzt kein Schema für geometrische Figuren. Sie existieren daher für die Bienen nicht.

Die Dressurmethode hat natürlich ihre Vor- und Nachteile. Sie ist bei den meisten Tieren anwendbar und ziemlich verläßlich. Dadurch, daß diese Versuche beliebig lang wiederholt werden können, ist es aber möglich, daß neue Schemata gebildet werden, welche dem unbeeinflussten Tiere fremd sind. Diese neuen Schemata können psychologisch gesprochen mit starken Lust- oder Schmerzreizen verbunden sein, wie es ja bei der Dressur gewöhnlich der Fall ist. Es kommt dadurch eine Fülle von neuen Bedingungen in diese Untersuchungen, welche uns das klare Bild der Merkwelt mit einem Schleier überzieht. Die plastische Fähigkeit des Gehirns hat ja die Wissenschaft von jeher zugegeben.

Ich habe bisher in diesen Versuchen über das Schema und den Formensinn fast nur den Gegenstand Beute und Futter betrachtet. Ich versuchte nun bei höheren Tieren, nämlich bei den Vögeln, Antwort auf die Frage zu bekommen: wie ist das Schema des Geschlechtsgenossen beschaffen? oder anders ausgedrückt: welche Merkmale werden zum Gegenstand Männchen oder Weibchen zusammengefügt? Zu diesem Behufe wählte ich als Versuchstiere die bekannten Wellensittiche, bei denen Männchen und Weibchen sehr lieblich schnäbeln, und man also eine charakteristische Reaktion auf das lange getrennte Männchen oder Weibchen erwarten durfte. Meine Versuche mit diesen Tieren spielten sich in der ersten Hälfte des Jahres 1915 ab. Die Versuchsanordnung war folgende: Männchen und Weibchen wurden getrennt, waren also tagelang voneinander entfernt. Ein Tier saß in einem geräumigen Käfig. Über dem Käfig war ein geräumiges Pappendeckelzelt aufgeschlagen, welches an der Fensterseite vollkommen offen war, so daß das Licht vom Fenster aus unbehindert hineinfallen konnte, an der Seite hatte ich mit Hilfe von zwei Pappendeckelröhren einen Ausguck auf das Vogelhaus geschaffen, so daß ich das Tier ungestört zu beobachten vermochte, ohne selbst von dem Tier gesehen zu werden. Der Käfig wurde nun knapp an den Rand des Tisches gebracht und das Pappendeckelzelt derartig über den Tischrand hinausgeschoben, daß zwischen Käfig und Pappendeckelwand ein Raum entstand, in welchem ich eine Silhouette plötzlich aufzeigen und nach unten wieder verschwinden lassen konnte. Die Versuche fanden entweder vormittags oder nachmittags statt. Später verzichtete ich auf die Komplikation des Pappendeckelzeltes und beobachtete das Tier in seinem Käfig, an welchem ich das betreffende Schema oder die Puppe mit Hilfe eines langen Stabes heranbrachte. Die Reaktionen, welche man als

charakteristisch ansehen dürfte, waren das „Mit-dem-Schwanz-Wippen“, das Kopfhinwenden und das Schnäbeln, das häufigere „Auf- und Abspringen“ in der Zeiteinheit, eventuell die Reihe von Lauten, welche man als Geschwätz bezeichnet. Das waren also die Reaktionen, die ich bestenfalls beim Aufzeigen meiner Schemen erwarten durfte. Ich begann nun damit, daß ich in grauer Pappe mir einen Umriß eines solchen Vogels ausschnitt, den grauen Pappendeckel einmal mit weißem Papier überzog, ein andermal in seiner gewöhnlichen Farbe beließ, ein drittes Mal die Farben der Wellensittiche als Flecken auf so einem Umrißbild auftrug. Beim Vorzeigen der drei Schemen zeigte der Vogel psychologisch gesprochen nicht das geringste Interesse. Diese Schemata existierten in seiner Merkwelt nicht. Sodann malte ich so gut es ging ein flächenhaftes Bild eines solchen Vogels, auch das wurde nicht beachtet. Auch die aufgezogene und gut ausgeschnittene Abbildung eines Wellensittichs ließ keine der erwarteten Reaktionen eintreten. Ab und zu vielleicht wippte das Männchen öfter mit dem Schwanz, sprang auch häufiger von Sprosse zu Sprosse und auf den Boden des Käfigs, woraus man aber doch wohl keinen Schluß ziehen darf. Ich versuchte nun durch Bewegung dieses flächenhaften Schemas = eine durch langsames Auf- und Abwiegen und Hin- und Herspringen, so gut man das Hin- und Herspringen eines Sittichs mit der Hand nachahmen kann — eine charakteristische Reaktion des Tieres herbeizuführen. Auch das gelang nicht. Nun ging ich gleich zu den körperlichen Schemen, zu einer Puppe über und nahm zu diesem Zwecke einen einwandfrei ausgestopften Wellensittich. Auch der ausgestopfte Kamerad wurde nicht beachtet. Auch dann nicht, wenn ich ihn die schönsten Bewegungen ausführen ließ. Nun versuchte ich Merkmale aus einem anderen Sinnesorgan hinzuzufügen und brachte das Weibchen in das Nebenzimmer; sobald es einen Laut von sich gab, wurde das Männchen lebendig und gab seiner Erregung sofort lebhaft Ausdruck durch Umherspringen und lautes Rufen, wobei aber die vor ihm stehende Puppe nicht im geringsten angeblickt oder angeschnäbelt wurde, sondern deutlich der Kopf des im Käfig befindlichen Männchens gegen die Tür gerichtet wurde, hinter welcher das Weibchen gerufen hatte.

Ich sah also ein, daß auf diese Weise eine Synthese von Lockruf und Schema bei diesen Tieren nicht zu erzielen sei. Wenn aber dieser Weg nicht beschritten werden konnte, so wollte ich nun den umgekehrten Weg einschlagen und stellte die Frage so: Wieviel

der Merkmale eines Weibchens kann man wegnehmen, ohne daß sich das Verhalten des Männchens ändert?

Ich nahm also das Weibchen und färbte es tüchtig mit Fuchsin rot, so daß es ganz düster rot aussah, und brachte es sodann in den gemeinsamen Käfig. Das Männchen wich augenblicklich in die Ecke des Käfigs zurück, drehte den Kopf ab, wippte lebhaft mit dem Schwanz, gewiß Zeichen der Erregung, wenige Minuten später aber war dieser Zustand bereits abgeklungen, die beiden Tiere saßen einander wieder gegenüber, das Weibchen putzte sich und es schien alles wie vorher. Man kann daraus schließen, daß die Farbe zwar in der Merkwelt der Tiere vorkommt, denn das Benehmen des Männchens war sichtlich verändert, als das gefärbte Weibchen in den Käfig herein gebracht wurde, allein das Schema Weibchen hat das Merkmal Farbe nicht. Schwieriger war es die Form des Weibchens zu verändern. Ich benützte dazu kleine Papierblättchen, unter dem Namen *Coriandoli* bei uns bekannt, und bestreute das Weibchen gründlich damit. Die sich zwischen den Federn einklemmenden Blättchen veränderten natürlich sowohl den Umriß, als auch die Farbe, da die Blättchen weiß, rot, blau, grün, gelb gefärbt waren. Das Tier hatte auch für uns ein ganz phantastisches Aussehen gewonnen; tatsächlich glückte auch der Versuch. Das Männchen flüchtete in die Ecke, zog sich vor dem Weibchen zurück und blieb die ganze Zeit, solange das Weibchen in diesem Zustande im Käfig war, in dieser Stellung, so daß ich nun schließen durfte: In der Merkwelt der Wellensittiche werden verschiedene Merkmale dazu verwendet, um das Schema Weibchen in dem Gehirne des Männchens aufzubauen, dazu gehört: die genaue Form und Größe, die charakteristische Federbedeckung, die Bewegung und die Stimme. Gestützt wird diese Auffassung noch durch folgenden Versuch: Wenn man einem Männchen einen Spiegel vorhält, der also doch wohl ganz einwandfrei die Gestalt wiedergibt, so haben die Wellensittiche, deren Schema, wie ich ausführte, eine ziemliche Komplikation besitzt, keine charakteristische Bewegung gegen das Bild im Spiegel hin gemacht, wie es bei anderen Tieren mit weniger komplizierten Schemen ja der Fall ist. Im Freien, wo es natürlich noch schwerer zu experimentieren ist, wird unter dem Merkmal Bewegung auch noch die charakteristische Flugform hinzukommen. Trotz des hoch entwickelten Auges geht aber aus den Beobachtungen im Freien einwandfrei hervor, daß das Schema mit einer Tonfolge beginnt, denn die Vögel finden auf Grund des Lock-

rufes zueinander, z. B. Finken, Amseln, Pirole findet man im Frühjahr gewöhnlich da und dort auf dem Wipfel eines hohen Baumes ihren Lockruf üben. Wie schwierig es da ist, die natürlichen Verhältnisse durch die Schemalehre zu deuten, geht daraus hervor, wenn man sich klar macht, daß also das Schema Männchen im weiblichen Gehirn zuerst einmal nur durch eine bestimmte Tonfolge gekennzeichnet ist, das Weibchen wird durch diese Tonfolge zum Fliegen veranlaßt. Obwohl der Sänger in dem Baumwipfel sitzt, ist natürlich auf die große Entfernung die Einwirkung der bestimmten Gestalt des Männchens völlig unmöglich, aber auch wenn das Weibchen bereits vermöge seines dioptrischen Apparates das Männchen erblicken könnte, ist es noch notwendig, daß das Männchen den Lockruf weiter ertönen läßt, denn es muß, wie ich ja zeigen konnte, der Lockruf auch aus der Gegend der bestimmten Gestalt kommen. —

Etwas einfacher ist das Schema des Weibchens bei dem Kanarienvogel, auch hier ist es am besten zur Zeit erhöhter Reizbarkeit, also im Frühjahr zu experimentieren, wenn alle Schemata wahrscheinlich infolge der Sensibilisierung durch die Hormone der Genitaldrüsen besser ansprechen. Auch bei diesen Vögeln werden flächenhafte Schemen nicht beachtet, ob sie nun kanariengelbe Farbe haben oder nicht. Dagegen gelingt es sehr schön mit Hilfe einer hellgelb gefärbten Vogelpuppe, so z. B. wie man sie bei uns zu Ostern häufig zu Gesicht bekommt — alle Zeichen der geschlechtlichen Erregung bei dem Männchen auszulösen. Das Männchen stürzt zum Gitter des Käfigs hin, springt in ganz kleinen Umkreisen auf und ab, pickt auf das lebhafteste auf die Puppe hin, schlägt mit den Flügeln, wippt stark mit dem Schwanz, fliegt 10—20 cm aufwärts, sowie es das vor dem Behüpfen des Weibchens zu tun pflegt. Die Puppe stellt ein kleines Küken dar, zwei schwarze Flecken bezeichnen die Augen, ein gelbrotes Schnäbelchen, zwei Beine aus schwarzem Draht vervollständigen die Puppe. Es geht also aus diesem Versuch unzweideutig hervor, daß das Schema für Kanarienvogel durch diese höchst einfachen Merkmale genügend gekennzeichnet ist. Der Umriß ist ja nur im allgemeinen der eines kleinen Vogels, die Farbe ist recht ähnlich, hingegen geht weder Laut, noch eine bestimmte Bewegungsfolge in dieses Schema ein.

Daß man die Vögel auf alle möglichen Formen dressieren kann, interessiert uns hier weniger. Wir haben ja hier nicht die Aufgabe, die plastische Fähigkeit des Gehirns irgendeines Tieres zu

untersuchen, sondern wir wollen nur das Vorhandene aufzeigen. Und da will ich als ein wichtigstes Ergebnis dieser Untersuchung hervorheben, daß das Schema der Vögel nicht mehr ein flächenhaftes ist, sondern ein dreidimensionales. Daß das Schema bei den Vögeln nicht etwa immer auch eine bestimmte Tonfolge und charakterisierte Bewegungslinie einschließt, geht auch aus den Beobachtungen der Jäger hervor, welche unbewußt ein schönes Experiment angestellt haben. — Wenn man Krähen jagen will, so kann man diese am raschesten versammeln, indem man einen Uhu an den Wipfel eines Baumes anbindet. Obwohl dieses Tier weder ruft, noch sich in charakteristischer Weise bewegen kann, findet um ihn herum eine großartige Versammlung sämtlicher Krähen des Umkreises statt. Hier kann also nur die Gestalt, die Form allein wirksam sein, abgesehen von den Geruchseindrücken, die, wie ich glaube, keine Rolle spielen, obwohl das experimentell noch nicht untersucht ist.

Wenden wir uns nun zurück zum Inhalt der Lehre vom Schema. Vieles spricht für diese Auffassung, vieles auch dagegen.

Ich will kurz das hervorheben, was gegen diese Lehre spricht. Wie ich schon bei den Libellen zeigen konnte, kommt man mit flächenhaften Schemen nicht aus, da Merkmale von anderen Sinnesgebieten sehr oft mit zur Synthese des Gegenstandes beitragen. — Dem kann man aber Genüge leisten, indem man statt des flächenhaften Schemas ein körperliches Schema annimmt. Die Frage, ob es bedenklich ist, im Gehirn ohne irgendwelche histologischen Grundlagen dreidimensionale Gegenstandsschemen anzunehmen, lasse ich offen. Eine zweite Schwierigkeit ist die, daß obendrein für ein und denselben Gegenstand, z. B. Weibchen im Gehirn des Männchens so viele Schemen da sein müßten, als es verschiedene Bilder dieses Weibchens gibt, also wenigstens eine Vorderansicht, eine Seitenansicht und eine Rückenansicht. — Obwohl dieser Einwand berechtigt ist und neue Komplikationen schafft, will ich nur darauf hinweisen, daß selbst unsere Erinnerungsbilder von einem gut Bekannten gewöhnlich nur ein oder zwei Seiten haben, und daß wir oft ganz erstaunt sind, eine fremde Person zu erblicken, während es nur der Anblick der wohl bekannten Person von einer uns ungewohnten Seite ist, der uns in Verwirrung bringt. — Selbst das bestbekannte Gesicht wird unkenntlich, wenn wir es umgekehrt sehen. Man käme also zur Not mit zwei oder drei Bildschemen aus.

Schwieriger wird das Problem schon, wenn zu dem Schema auch eine zeitliche Aufeinanderfolge und der Begriff der Funktion

hinzukommt. Unsere meisten Gegenstände werden, wie UEXKÜLL ja selbst überzeugend ausführt, erst zu Gegenständen dadurch, daß die Vorstellung ihrer Leistung mitwirkt mit ihrem Bilde. Ob ein Gegenstand mit drei Beinen einer horizontalen Platte und einer einfach geradlinigen Lehne als Sessel oder als Staffelei aufgefaßt wird, hängt nicht so sehr von seiner Form, als vielmehr von seiner Leistung ab. Auf das Tier hier übertragen, muß man sich die Frage vorlegen, ob die charakteristische Bewegungsfolge, das Zeitschema sich überhaupt noch in einem solchen räumlichen Schema widerspiegeln läßt. Man kann das, wenn man einige Hilfsannahmen macht, gerade noch bejahen. Wenn z. B. der Lockruf, also die Aufeinanderfolge von Tönen in einem Schema dargestellt werden sollte, so müßte man so zu Werke gehen. Der einfachste Lockruf, der Kuckuckruf, die Terz, bei der der höhere Ton dem tieferen vorausgeht, wird im Schema so dargestellt, daß die induzierte Erregung des, sagen wir durch 2 Zellen dargestellten Schemas, nur möglich ist, von dem höheren Ton zum tieferen, d. h. daß die Erregung nur in einer Richtung fließen kann. So vermag man also auch noch die zeitlichen Verhältnisse räumlich darzustellen — eine Lösung der Aufgabe, gegen welche es einen grundsätzlichen Einwand nicht gibt.

Die Handlungen der höchst stehenden Tiere und des Menschen aber mit dem Begriff des Schemas allein erleuchten zu wollen, ist vergeblich, weil die Bedeutung einer Situation die Veränderung des Bildes, die Bewegung, die Leistung eine derartige Fülle in diese Lösung hineinbrächte, daß es keine Lösung, sondern nur eine Verdopplung des Wirklichen wäre. Außerdem versetzte man sich nur in folgende Lage: Man zeige einem Menschen verschiedene Bilder, die er ohne die Haltung oder Miene zu verändern, ruhig anblickt. Wenn die betreffende Person auch in der folgenden Zeit keinerlei Veränderung in ihrem Benehmen zeigt, wäre der Schluß, daß diese Bilder nicht zu ihrer Merkwelt gehören, verfehlt. — Je höher entwickelt das Großhirn, unser Hemmungsorgan ist, desto schwerer ist es, das reine Bild des Schemas aufzuzeigen. — Man kann daher speziell beim Menschen nur dann mit Erfolg diesen Begriff anwenden, wenn die Hemmungen des Großhirnes ausgeschaltet sind oder die Erregbarkeit des Nervensystems gesteigert ist, z. B. durch Alkohol einerseits, durch Erotisierung, d. h. Erregbarkeitssteigerung, mittels der Hormone der Genitaldrüsen andererseits. — Da wird es deutlich

mit wie wenig zahlreichen Merkmalen z. B. das Schema „Weib“ erregt werden kann.

Nach all dem habe ich daher den Eindruck, daß die Vorstellung vom Schema geeignet ist, ein wunderbarer Leitfaden zu sein, durch das Gewirr der verschiedenen Merkwelten vor allem bei den tiefstehenden Tieren, bei den höheren Tieren aber und gar bei den Menschen kann das Schema nicht alles leisten. Jedoch eine Richtschnur kann dieser Begriff sein, Verhältnisse aufzudecken, welche sonst stets im Dunkeln blieben; vor allem wegen der Anschaulichkeit und bildhaften Kraft, welche dieser Vorstellung zu eigen ist. — Der Naturforscher muß trachten, soviel als möglich mit dieser Hypothese zu arbeiten, weil er sonst unmittelbar den Begriff der Seele zu bilden gezwungen ist. — Wie sollte man denn das Verhalten der Megapodiden (australischer Hühner) erfassen, bei denen trotzdem z. B. das Küken soeben erst aus dem Ei ausgeschlüpft ist, es dennoch nur bestimmte Gegenstände aufpickt und bestimmte Gegenstände liegen läßt. Das ist tatsächlich nur so zu erklären, daß das Schema Futter bereit liegt und durch die dazu passenden Gegenstände erregt wird, während nicht passende Gegenstände eben unbeachtet liegen bleiben.

So notwendig mir auch sonst die Welt der Schemen zu sein scheint, welche UEXKÜLL die Gegenwelt genannt hat, in diesem Falle ist gar der glatte Beweis für ihre Existenz erbracht. Ebenso muß man das Verhalten der kleinen amerikanischen Eichhörnchen auffassen, welche, obwohl sie z. B. doch nie in ihrem Leben etwas anderes als Milch und Bisquit bekamen, beim ersten Anblick von Hickorynüssen diese sofort aller Nahrung vorziehen; obwohl sie niemals irgendeine Nuß gesehen haben, da sie nach der Geburt sofort den Eltern weggenommen worden waren. — Die ererbte und vererbte Organisation des Gehirns entscheidet also im Vorhinein, welcher Gegenstand in diesem Falle Nahrung ist, und welcher nicht. Was dem ersteren entspricht, wird aufgepickt oder aufgebrochen. — Es ist fürwahr die platonische Lehre der Anamnesis (Wiedererinnerung) ins Physiologische und Biologische übertragen. Genau so ist es bei diesen Tieren mit dem Gegenstand Feind. Während sonst Küken auf alle möglichen Reize hin die Flucht ergreifen, flüchten diese australischen Hühnchen nur auf ganz bestimmte Merkmale hin. Ein Beweis dafür, daß sie für den Gegenstand Feind ein wohl ausgebildetes Schema fertig mit auf die Welt bringen.

Wer sich vor die Aufgabe gestellt sieht, die ganze Reihe der

Instinkthandlungen nur einigermaßen zu überblicken, der wird den Begriff des Schemas nie mehr missen wollen. Es sei denn, daß er sich kühnlich in die Arme der Tierpsychologie stürzt.

Auf jeden Fall aber stehen wir da vor einem vollen Sieg der Nativisten über die Empiristen. Wenn ich zu Beginn die Stellung der Nativisten und Empiristen zur Raumfrage kennzeichnete, so war damals von den beiden Parteien das Problem der Form noch gar nicht in Frage gestellt. Gestützt auf die Lehre KANT's hatte man erklärt, daß zwar der Raum eine angeborene Anschauungsform unseres Geistes sei, die spezielle Form aber, welche sich im Raum befindet, ein vom Standpunkt des Subjektes zufälliges Merkmal sei, d. h. sie wirke auf uns als bestimmte Qualität durch die Pforte des Sinnesorganes, sei aber durchaus a posteriori. Nun hat zwar schon JOHANNES MÜLLER in seiner Lehre von den spezifischen Sinnesenergien einen Vorstoß der Nativisten gegen das a posteriori der Erfahrungsgegenstände gemacht. Denn es ist ja einleuchtend, daß, wenn es ganz gleichgültig ist, wie beschaffen der Reiz ist, welcher ein bestimmtes Sinnesorgan trifft, wenn er nur überhaupt dazu kommt, eine Erregung des betreffenden Sinnesnerven herbeizuführen: daß der Mensch dann lediglich nach dem Gefüge seines Nervensystems den Gegenstand zu bilden gezwungen ist und daß die Außenwelt aller ihrer Qualitäten entkleidete, nur noch ganz allgemein sich in der Wirkung auf die Sinnesorgane äußert, von denen es einzig und allein abhängt, welche Eigenschaften und Formen diese Außenwelt für uns besitzt. Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien wurde im Laufe des 19. Jahrhunderts zwar nicht gerade abgebaut, aber doch durch den Einwand der verschiedenen Abstammungslehren abzuschwächen gesucht, indem man darauf hinwies, daß sich vielleicht die bestimmten Energieformen aus einem gemeinsamen einheitlichen Sinnesorgan die bestimmten Sinnesorgane, die auf sie eingestellt wurden, geschaffen hätten.

Nun tritt auf Grund der biologischen Experimente der letzten 20 Jahre neuerdings die Frage an uns heran, was wissen wir von den Qualitäten der Außenwelt? Diesmal wird sie nicht durch Hinweise und durch Hypothesen entschieden, sondern das Experiment entscheidet. Und es hat bereits entschieden: Jedes Lebewesen lebt in seiner bestimmten Wirkungs-**welt**, mit seiner bestimmten Merkwelt. Welche Formen dieser Welt zukommen, ist festgelegt durch die Welt der Schemen, die Gegenwelt. Dem Tier gelingt es nur schwer, ganz neue

Schemen aufzubauen, was dem Menschen doch leicht gelingt. Darauf beruht zum Teile die Überlegenheit des Menschen; dessen Merkwelt die Merkwelt aller Tiere umfaßt. Diese biologische Auffassung ist mechanistisch infolge der Lehre, daß die Gegenwelt als Gefüge räumlicher Schemen im Gehirn bereitliegt und nur durch physiologische Reize erregt werden könne; und sie ist eigengesetzlich, weil die Gegenwelt angeboren und unabhängig von der Außenwelt ist, welche ja im Gegenteil erst durch diese Gegenwelt ermöglicht wird. —

Die Tierpsychologen, vor allem K. C. SCHNEIDER, haben nun diese ganze Gegenwelt der Tiere aus dem Räumlichen ins Geistige gehoben und sprechen von psychischen Dingen und Gegenständen, welche also angeboren und mit Zweckvorstellungen durchsetzt das gesamte Leben der Tiere leiten würden. UEXKÜLL freilich ist diesen Forderungen ausgewichen. Denn er hat Merkwelt und Wirkungswelt derart getrennt, daß es einen Übergang von der einen Welt zur anderen kaum geben kann. — Ein letztes Beispiel soll uns das klar machen: WORCESTER berichtet über eine australische Huhnart, bei denen die Eier in den warmen Sand vergraben werden, so daß das ausschlüpfende Küken gezwungen ist, sich oft meterweise durch den Sand ins Freie hinauszugraben. Er versuchte beim Graben in einen solchen Hügel einen eben ausgeschlüpften Vogel zu fangen. Dieser flog ohne Schwierigkeit davon und verschwand im dichten Buschwerk. Während der Empirist ratlos vor dieser Tatsache steht, der Tierpsychologe aus dieser zweckmäßigen Handlung bereit ist, auf ein bereits hochentwickeltes Seelenleben zu schließen, würde der Biologe im Sinne UEXKÜLL's sagen: Da ist einer von den vielen Beweisen für die hohe Ausbildung der Wirkungswelt, die man geradezu als Vollkommenheit bezeichnen müßte, durch diese Tatsache neuerdings erbracht. Alle Handlungen der Tiere, vor allem die Instinkthandlungen gehören zur Wirkungswelt, welche die Merkwelt unendlich überragt. Die frühere Frage: Dürfen wir aus den Handlungen der Tiere auf irgendwelche Bewußtseinsvorgänge schließen, wird glatt abgelehnt, denn die Bewußtseinsvorgänge der Tiere müßten bei den Instinkthandlungen unsere eigenen an Weite und Tiefe durchaus übertreffen. So bleibt nichts übrig, als die Wirkungswelt ganz und gar der Eigengesetzlichkeit des Lebens zu überantworten. — Der Biologe lehnt die Tierseele ab, weil sie nicht ausreicht, selbst wenn man ihr Qualitäten gleich denen der menschlichen zuerkennen würde, die bestimmten Hand-

lungen kurzum das Wunder der in Frage kommenden Wirkungskwelt zu erklären, nicht weil die Tierseele sozusagen ihm als Erklärungsprinzip zu hoch, zu kompliziert, sondern viel eher weil sie zu gering, zu menschlich dünkt. — Die Handlung selbst in ihrer Planmäßigkeit und Zielstrebigkeit wird dadurch zum eigentlichen Problem. So läuft die Wirkungskwelt ab, ganz unabhängig von der Merkwelt. Wir aber untersuchen die Merkwelt mit Hilfe der Reaktionen der Tiere, welche zu ihrer Wirkungskwelt gehören. Da führt also ein schmaler Steg hinüber und herüber, der um so breiter wird, je größer die Fähigkeit des Tieres ist, seine Merkwelt auf Grund neuer Eindrücke zu erweitern und dementsprechend auch seine Wirkungskwelt abzuändern. Bei uns Menschen scheinen sich bei oberflächlicher Betrachtung diese beiden Kreise sogar zu decken, und doch wird man bei genauerem Zusehen gewahr, daß auch bei uns die Wirkungskwelt unsere Merkwelt weit überragt. Um der Wirkungskwelt halbwegs gerecht zu werden, müßten wir das in der Zeit zerrissene Leben eines Individuums zu einer höheren Einheit zusammenfassen können, doch wer darf sich rühmen, das Leben eines einzigen Organismus, also „Geburt, Wachstum, Reife und Tod“, als Einheit zu überblicken, als welche sich doch der Lebenslauf eines jeden einzelnen Organismus bewährt?

So stehen sich die beiden Anschauungen die psychologische und die biologische einander gegenüber, welcher der Sieg zuneigt, werden wir vielleicht gar nicht erleben. In letzter Hinsicht gehen beide Anschauungen auf die zwei großen Weltanschauungen zurück, von denen die eine das Leben aus dem Bewußtsein ableitet, die andere aber, die biologische, das Bewußtsein für einen Sonderfall des Lebens erklärt. Nur von dieser hohen Warte aus kann man das Ringen von Biologie und Tierpsychologie richtig einschätzen und Ordnung hineinbringen in die verwirrende Fülle von Fragestellungen und Problemen.

Literaturverzeichnis.¹⁾

- ARRHENIUS, SV., Der Ursprung des Lebens.
—, Das Werden der Welten.
- BAGLIONI, S., Die Grundlagen der vergleichenden Physiologie des Nervensystems und der Sinnesorgane, in: WINTERSTEIN, Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, 1910—1911.
- BALDWIN, J. M., Die Entwicklung des Geistes beim Kinde und bei der Rasse, Berlin 1898.
- BECHTEREW, W., Die Funktionen der Nervenzentra, Jena 1908—1911.
- BERGSON, H., Materie und Gedächtnis, Jena 1908.
—, Die schöpferische Entwicklung.
- BETHE, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903.
—, Das Zentralnervensystem von *Carcinus maenas*. I. u. II. Teil, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 50 u. 51, 1897.
—, Dürfen wir den Ameisen und den Bienen psychische Qualitäten zuschreiben?, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 70, 1898.
—, Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen, in: Arch. ges. Phys., Vol. 79, 1900.
—, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen, in: Biol. Ztbl., Vol. 22, 1902.
- BIEDERMANN, W., Über die Innervation der Krebschere, in: SB. Akad. Wiss. Wien, 1887.
- DU BOIS-REYMOND, E., Über die Grenzen des Naturerkennens, 10. Aufl., Leipzig 1907.
- DU BOIS-REYMOND, R., Über die Geschwindigkeit des Nervenprinzips, in: Arch. Anat. u. Phys., 1900.
- BREHM, A. E., Tierleben, Leipzig.
- BREUER, J., Über die Funktion der Otolithenapparate, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 48, 1891.
- BUSSE, L., Geist und Körper, Seele und Leib, Leipzig 1903.
- v. BUTTEL-REEPEN, H., Sind die Bienen Reflexmaschinen?, Leipzig 1900.

1) Weitere Literatur über das Problem der Gestaltreize siehe in: S. BECHER, Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skeletelemente und das Problem der Gestaltbildung in einheitlichen Protoplasamassen, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, p. 1—188 u. 64 Textfig., 1911.

- CHAMBERLEIN, H. St., Immanuel Kant. Brückmann 1905. Goethe 1912.
- CLAPARÈDE, E., Über die verschiedenen Formen des Experimentes in der Tierpsychologie, in: Umschau, No. 26, 27, 1908.
- , Die Methoden der tierpsychologischen Beobachtungen und Versuche, in: Ber. 3. Kongr. exp. Psych. Leipzig, 1909.
- CLASSEN, A., Kants Theorie des Gesichtssinnes.
- COUTURAT, L., Die philosophischen Prinzipien der Mathematik, Leipzig 1908.
- v. CYON, E., Leib, Seele und Geist, in: Arch. ges. Phys., Vol. 127.
- , Das Ohrlabrynth usw., Berlin 1908.
- DAHL, Die psychischen Vorgänge in den Spinnen, in: Vierteljahrsschr. wiss. Phil., Vol. 9, 1885.
- DARWIN, C., Der Ausdruck der Gemütsbewegungen bei Menschen und Tieren, 1899.
- , Entstehung der Arten, in: RECLAM's Univ.-Bibl.
- , Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer, 1882.
- DÖFLEIN, F., Tierbau und Tierleben, Vol. 2, Leipzig 1913.
- DRIESCH, H., Die Seele als elementarer Naturfaktor, Leipzig 1903.
- , Die organischen Regulationen, 1903.
- , Naturbegriffe und Natururteile, 1904.
- , Der Vitalismus als Geschichte und Lehre, 1906.
- , Philosophie des Organischen, 1909.
- , Die Biologie als selbstständige Grundwissenschaft, 2. Aufl., 1911.
- , Leib und Seele, 1917.
- EDINGER, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane usw., Leipzig 1908.
- , Haben die Fische ein Gedächtnis: in: Allg. Ztg., Oktober 1899.
- , Die Beziehungen der vergleichenden Anatomie zur vergleichenden Psychologie, in: Ber. 3. Kongr. exp. Psych., Leipzig 1909.
- ESCHERICH, K., Die Ameise, Braunschweig 1906.
- EXNER, S., Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig u. Wien 1891.
- , Entwurf einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen.
- FABRE, J. H., Bilder aus dem Insektenleben, 1. u. 2. Reihe, Stuttgart.
- , Ein Blick ins Käferleben, Stuttgart.
- FECHNER, G., Elemente der Psychophysik, 2. Aufl., 1889.
- FLECHSIG, P., Gehirn und Seele, Leipzig 1896.
- FLIESS, W., Vom Leben und vom Tod, Jena 1909.
- FOREL, A., Das Sinnesleben der Insekten, München 1910.
- , Der Hypnotismus.
- FREUD, S., Die Traumdeutung, Leipzig u. Wien 1909.

- v. FRISCH, K., Der Farbensinn und Formensinn der Bienen, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Phys., 1914.
- GOLTZ, F., Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin 1869.
- , Der Hund ohne Großhirn, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 51, 1892.
- HÄCKER, V., Der Gesang der Vögel, Jena 1900.
- HANEL, E., Ein Beitrag zur „Psychologie“ der Regenwürmer, in: Ztschr. allg. Phys., Vol. 4, 1904.
- v. HARTMANN, E., Die Philosophie des Unbewußten, 10. Aufl., Leipzig 1889.
- , Energetik, Mechanik und Leben, in: Ztschr. Philos., Vol. 124.
- HELMHOLTZ, Physiologische Optik, 2. Aufl., Berlin 1896.
- HERING, E., Zur Theorie der Nerventätigkeit, Leipzig 1910.
- HERTWIG, O., Allgemeine Biologie, 3. Aufl., Jena 1909.
- HERTWIG O. u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, Leipzig 1878.
- v. HESS, C., Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes.
- HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. (Arthropoden), in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 70, 1901.
- , Tierbau und Tierleben, Vol. 1, Leipzig 1911.
- JAMES, W., Psychologie, Leipzig 1909.
- JENNINGS, H. S., Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen, Leipzig und Berlin 1910.
- JORDAN, H., Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebsartigen Tieren, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 131, 1910.
- KAFKA, Einführung in die Tierpsychologie, Leipzig 1913.
- KANT, J., Kritik der reinen Vernunft, in: RECLAM's Univ.-Bibl.
- , Kritik der Urteilkraft, *ibid.*
- v. KEYSERLING, H., Das Gefüge der Welt.
- , Prolegomena zur Naturphilosophie.
- KÖNIG, E., Kant und die Naturwissenschaft, 1900.
- KREIDL, A., Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabrynthes, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 3, Vol. 102, 1893.
- v. KRIES, J., Über die materiellen Grundlagen der Bewußtseinserscheinungen, Tübingen u. Leipzig 1901.
- LANGE, F. A., Geschichte des Materialismus, Vol. 2, in: RECLAM's Univ.-Bibl.
- LIEBMANN, O., Zur Analysis der Wirklichkeit.
- LOEB, J., Einleitung in die Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie, Leipzig 1899.
- , Vorlesungen über Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig 1906.

- LOEB, J., Die Bedeutung der Tropismen für die Psychologie, Leipzig 1909.
 —, Das Leben, Leipzig 1911.
 —, Die Tropismen, in: WINTERSTEIN, Handb. vergl. Psychol., Vol. 4, 1911.
- LUBBOCK, J., Ameisen, Bienen und Wespen, Leipzig 1883.
- MACH, E., Erkenntnis und Irrtum, Leipzig 1905.
 —, Die Analyse der Empfindungen, 5. Aufl., Jena 1906.
- MAGNUS, R., Zur Regelung der Bewegungen durch das Zentralnervensystem, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 130, 1911.
- MATULA, J., Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems bei Insekten, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 138, 1911.
- METZNER, R., Einiges vom Bau und den Leistungen des sympathischen Nervensystems, Jena 1913.
- V. MONAKOFF, G., Über den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Großhirn, in: Ergebn. Physiol., Jg. 1, 3 u. 6, 1902, 1904 u. 1907.
- MORGAN, C. L., Introduction to comparative psychology, 3. Aufl.
 —, Instinkt und Gewohnheit, Leipzig und Berlin 1909.
 —, Instinkt und Erfahrung, Berlin 1913.
- NAGEL, W. A., Lichtsinn augenloser Tiere, Jena 1896.
 —, Ergebnisse vergleichender physiologischer und anatomischer Untersuchungen über den Geruch- und Geschmacksinn und ihre Organe, in: Biol. Ztrbl., Vol. 14, 1894.
 —, Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 57, 1894.
- NORMANN, W. W., Dürfen wir aus den Reaktionen niederer Tiere auf Schmerzempfindungen derselben schließen?, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 67, 1897.
- PAULY, A., Das urteilende Prinzip und die mechanische Kausalität bei Kant und im Lamarckismus, in: Kosmos, Vol. 3, 1906.
- PAWLOFF, J. P., Die Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesbaden 1898.
 —, Das Experiment als zeitgemäße und einheitliche Methode medizinischer Forschung, Wiesbaden 1900.
- PECKHAM, G. W. u. E. G., Some observations on the mental powers of spiders, in: Journ. Morph., Vol. 1, 1887.
 —, The sense of sight in spiders with some observations on the color sense, in: Trans. Wis. Acad. Sc. Arts. and Letters, Vol. 10, 1894.
- PFLÜGER, E., Die sensorischen Funktionen des Rückenmarkes, Berlin 1853.
 —, Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur, in: PFLÜGER's Arch., Vol. 15 und separat, 1877.
- PFUNGST, O., Das Pferd des Herrn von Osten (Der kluge Hans). Mit einer Einleitung von Prof. C. STUMPF, Leipzig 1907.
- PLATON's Werke, Jena.

- PLATEAU, F., Recherches experimentelles sur la vision chez les arthropodes, in: Bull. acad. roy. Belg. (sciences) (3), t. 10, 1885; t. 14, 1887; t. 15, 1888; t. 16, 1888.
- , Les fleurs artificielles et les insectes, in: Mem. acad. roy. Belg. (2), t. 1, 1906.
- , Les insectes ont il la mémoire des faits?, ibid., t. 15, 1909.
- POINCARÉ, H., L'Hypothèse et science.
- , La valeur de la science.
- PÜTTER, Vergleichende Physiologie, Jena 1911.
- RÁDL, Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere, Leipzig 1903.
- REUTER, Lebensgewohnheit und Instinkt der Insekten, Berlin 1913.
- RIBOT, TH., Psychologie et l'Attention, Paris 1894.
- , Psychologie des sentiments, 1896.
- REINKE, J., Philosophie der Botanik.
- , Die Welt als Tat.
- RIEHL, ALOIS, Der philosophische Kriticismus, Vol. 1 u. 2.
- ROMENES, G. J., Die geistige Entwicklung im Tierreiche, Leipzig 1885.
- , Die geistige Entwicklung beim Menschen, Leipzig 1893.
- SCHNEIDER, K. C., Vitalismus, Wien u. Leipzig 1903.
- , Vorlesungen über Tierpsychologie, Leipzig 1909.
- , Die Grundgesetze der Deszendenztheorie und ihre Beziehung zum religiösen Standpunkt, Freiburg 1910.
- , Einführung in die Deszendenztheorie, 2. Aufl., Jena 1911.
- , Plasmastruktur und -bewegung bei Protozoen und Pflanzenzellen, in: Arb. z. Ins. Wien, Vol. 16, 1905.
- , Tierpsychologisches Praktikum, Leipzig 1912.
- SEMON, R., Die Mneme, 2. Aufl., Leipzig 1908.
- STIGLER, Versuche über die Beteiligung der Schwerempfindung an der Orientierung des Menschen im Raume, in: PFLÜGER's Arch., 1912.
- STÖHR, Psychologie, 1917.
- ZUR STRASSEN, O., Die neuere Tierpsychologie, Leipzig, oder: Verh. Vers. D. Naturf. Ärzte, Dresden 1907.
- , Die Spinnen und die Tierpsychologie, in: Zool. Anz., Vol. 33, 1908.
- STUMPF, C., Leib und Seele, 2. Aufl., Leipzig 1903.
- SWOBODA, H., Die Perioden des menschlichen Organismus, Leipzig u. Wien 1904.
- SZYMANSKI, J. S., Abhandlungen zum Aufbau der Lehre von den Handlungen der Tiere, Bonn 1918.
- TIRALA, G. L., Regeneration und Transplantation bei Criodrilus, in: Arch. Entw.-Mech., 1912.
- V. TSCHERMAK, A., Studien über das Binocularsehen der Wirbeltiere, in: PFLÜGER's Archiv, 1902.
- , in: Allg. Physiol.
- V. UEXKÜLL-TIRALA, Über den Tonus bei Crustaceen, in: Ztschr. Biol., Vol. 65.

- V. UEXKÜLL, J., Zur Muskel- und Nervenphysiologie von *Sipunculus nudus*, in: Ztschr. Biol., Vol. 33, 1896.
- , Die Schwimmbewegungen von *Rhyzostoma pulmo*, in: Z. Station Neapel, Vol. 14, 1901.
- , Über die Stellung der vergleichenden Physiologie zur Hypothese der Tierseele, in: Biol. Ztrbl., Vol. 20, 1900.
- , Studien über den Tonus. I. Der biologische Bauplan von *Sipunculus nudus*, in: Ztschr. Biol., Vol. 44, 1903.
- , Die Wirkungen von Licht und Schatten auf den Seeigel, *ibid.*, Vol. 40, 1900.
- , Über Reflexe bei den Seeigeln, *ibid.*, Vol. 34.
- , Die Physiologie des Seeigelstachels, *ibid.*, Vol. 39, 1900.
- , Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere, Wiesbaden 1905.
- , Studien über den Tonus. V. Die Libellen, in Ztschr. Biol., Vol. 50, 1908.
- , Umwelt und Innenwelt der Tiere, Berlin 1909.
- , Biologische Weltanschauung 1913, München.
- , Die Pilgermuschel, in: Ztschr. Biol. 58.
- V. UEXKÜLL, J. u. GROSS, Résultats des recherches sur les extrémités des langoustes et des crabes, in: Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 1909.
- WAGNER, W., Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln, in: Zool. Vol. 47, 1907.
- WALLASCHEK, R., Psychologie und Pathologie der Vorstellung, Leipzig 1905.
- WASMANN, E., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, 2. Aufl., Stuttgart 1909.
- WASMANN, E., Instinkt und Intelligenz im Tierreich, 3. Aufl., Freiburg i. B., 1905.
- WIESNER, Letzte Lebenseinheiten.
- WEISMANN, A., Vorträge über Deszendenztheorie, 2. Aufl., Jena 1904.
- WILBRAND u. SÄNGER, Die Neurologie des Auges, Vol. 7, 1917.
- , Die Erkrankungen der Sehbahn vom Tractus bis in den Cortex, Wiesbaden 1917.
- WUNDT, W., Die physiologische Psychologie, 5. Aufl., 1903.
- , Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele, Hamburg u. Leipzig 1906.
- YERKES, R., Habit formation in the Green Crab, *Carcinus granulatus*, in: Biol. Bull. Woods Holl. Mass., Vol. 3.
- , The instincts, habits and reactions of the Frog. Harvard Psych. Studies, Vol. 1, 1903.
- YERKES, R. u. S. G. HUGGINS, Habit formation in the crawfish, *Cambarus affinis*, *ibid.*, Vol. 1, 1903.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Der Inzuchtschaden, sein Wesen und seine Beseitigung.

Von

R. Demoll.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Die Überschrift, die ich dieser Arbeit voranstelle, sagt bereits, daß ich es hier unternehme eine Hypothese zu geben, die das Wesen des Inzuchtschadens aufdecken soll, daß sich aber dieser Erklärungsversuch insofern bereits aus dem Rahmen des Hypothetischen heraushebt, als es mir auf Grund meiner Vorstellungen gelungen ist, ein Mittel zu finden, das die schädigende Wirkung der Inzucht beseitigt.

Es kann wohl kaum ein Buch über Biologie, über allgemeine Zoologie, Tierzucht, Hygiene etc. geschrieben werden, ohne daß darin die Bedeutung der engeren Inzucht gewürdigt wird. In seltsamem Kontrast zu dem intensiven und weitreichenden Interesse, das der Inzucht und ihren Folgeerscheinungen zukommt, steht die Sterilität der Forschung auf diesem Gebiete seit Mitte des vorigen Jahrhunderts. Daß so wenige Biologen versuchen unsere Erkenntnisse auf diesem Gebiete vorwärts zu treiben, mag daran liegen, daß es sich hier um eine Frage handelt, die heute noch ziemlich isoliert uns entgegentritt insofern, als sie nicht innerhalb eines umfassenden Themas liegend, allen denjenigen sich aufdrängt, die auf solchem Gebiete arbeiten. Daß aber die wenigen Arbeiten, die sich mit der Inzucht beschäftigen, eine gewisse Monotonie der

Fragestellung aufweisen¹⁾, findet ihre Erklärung darin, daß man von jeher — schon lange vor DARWIN — auf die Frage, warum die Inzucht schädigt? die Antwort vom Kumulieren ungünstiger Eigenschaften bereit hatte. Die Unzulänglichkeit dieser Erklärung konnte um so eher bis heute verborgen bleiben, als sie für einige besondere Fälle wohl in der Tat das Richtige trifft; daß sie allgemein zur Klärung des Inzuchtschadens nicht brauchbar ist, wurde übersehen.

Was wir heute über Inzucht wissen, finden wir bereits bei DARWIN geschrieben. Seitdem sein Buch über: „Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich“ erschienen ist, wurde keine wesentlich neue Idee mehr verfolgt, keine neuen Tatsachen mehr gewonnen, die unsere Kenntnis nach dieser Richtung hin gefördert hätten.

Was DARWIN in jahrelangen ausgedehntesten und gewissenhaftesten Versuchen über die Wirkung dauernder engster Inzucht feststellte, ist auch heute noch das wichtigste Material, auf das wir uns stützen können.

DARWIN kam zu dem Resultat (Kap. 12, p. 818): „Die erste und bedeutungsvollste Folgerung, welche aus den in diesem Bande gegebenen Beobachtungen gezogen werden kann, ist die, daß Befruchtung durch Kreuzung meist wohltätig, und Selbstbefruchtung schädlich ist. Dies zeigt sich durch den Unterschied an Höhe, Gewicht, konstitutioneller Kraft und Fruchtbarkeit der Nachkommen aus gekreuzten und selbst befruchteten Blüten und in der Zahl der von den elterlichen Pflanzen produzierten Samenkörnern. In bezug auf den zweiten dieser Sätze, nämlich, daß Selbstbefruchtung meist schädlich ist, haben wir außerordentlich reichliche Beweise.“

Die Frage: Warum die Inzucht schadet, beantwortet DARWIN nicht scharf. Der Ansicht mancher damaliger Physiologen, daß die Schwächung durch Inzucht „das Resultat der Zunahme irgendeiner Krankheit, Neigung oder Schwäche der Konstitution“ sei, kann er nicht beistimmen. Nur in seltensten Fällen könnte diese Erklärung gelten (p. 426). Ihm scheint vielmehr „ein gewisser Betrag von Verschiedenartigkeit in den sexuellen Elementen — für die volle

1) Bis zum Jahre 1906 wurde der Frage nachgegangen, ob und inwieweit die Inzucht schädigt? Von da ab lautete ein ausschließlich von Amerikanern behandeltes Thema: ob durch extremste Auslese der Inzuchtschaden hintangehalten werden kann? d. h. also die Frage: „Was ist wirksamer, extremste Selektion oder Inzucht?“

Fruchtbarkeit der Eltern und für die volle Lebenskraft der Nachkommen unentbehrlich zu sein“ (p. 249).

Auch an anderen Stellen spricht sich DARWIN nicht darüber aus, ob er in der zu nahen Verwandtschaft lediglich das Ausbleiben eines günstigen Faktors als ausschlaggebend erkennt, oder ob er eine direkte Schädigung durch zu große Gleichheit der Elemente vermutet.

Alle seit DARWIN erschienenen Arbeiten haben sich entweder die Frage: Schädigt die Inzucht? in gleicher Form nochmals gestellt und die Antwort lautet dann: ja; oder es wurde gefragt: Kann man durch rücksichtslose Selektionen (Ausmerzen von bis zu 97 % der Nachkommen) den Schaden der Inzucht hintanhalten (alle amerikanischen Arbeiten), und auch hier fiel die Antwort bejahend aus. Aber auch diese letztgenannten Ergebnisse können schon der Arbeit DARWIN's mit ziemlicher Gewißheit entnommen werden.

Die Situation ist heute die: Wir wissen, daß fortdauernde Inzucht unter nächsten Verwandten (nur um diese engste Inzucht handelt es sich hier), in den weitaus meisten Fällen schädlich wirkt, daß sie aber nicht immer schädlich wirken muß, daß es somit kein prinzipielles Geschehen sein kann, das den Schaden hervorruft.

Sucht man einzudringen in das Wesen des Inzuchtschadens, so wird man sich mit einer Erklärung nur dann zufrieden geben können, wenn sie diese Eigentümlichkeit — daß die Inzucht nicht bedingungslos schaden muß — in ihren Ursachen aufdeckt.

Je mehr ich mich mit der Frage des Inzuchtschadens beschäftigte, um so mehr gewann ich den Eindruck, daß der Schlüssel für das Problem gerade in dieser Eigentümlichkeit der Schädigungen gefunden werden müsse. Dabei geht es nicht an, auf die Erklärung der Physiologen zurückzukommen, von denen DARWIN spricht. Auch WEISMANN hat sich diese Erklärung zu eigen gemacht, ähnlich auch MEISENHEIMER.¹⁾

1) „Die Gegensätze, wie sie in diesen beiden Gruppen von Beobachtungen und Versuchen zum Ausdruck kommen, finden darin ihre Erklärung, daß die Inzucht als solche keinerlei Schädigungen verursacht, daß sie aber sehr wohl in hohem Maße krankhafte Anlagen der Elternformen durch fortgesetzte Summation verstärkt und schließlich zu einem verhängnisvollen Gemeingut der gesamten Nachkommenschaft macht. Fehlen solche krankhaften Anlagen einem Stamme, so werden sie auch durch die Inzucht nicht hineingetragen, und sind solche wirklich vorhanden, so ge-

Wenn die Inzucht nur dann schädigend auftreten würde, wenn eine Häufung ungünstiger Anlagen durch sie herbeigeführt wird, so müßte die Harmlosigkeit der Inzucht die Regel und nicht eine seltene Ausnahme sein.

Daß nicht die Homozygotie hinsichtlich einer ungünstigen Anlage die Ursache des Inzuchtschadens sein kann, läßt sich deutlich aus DARWIN'S Ergebnissen ablesen. Wäre dem so, so dürfte nur der Durchschnitt, nicht aber jede Einzelpflanze durch Inzucht gelitten haben. Denn nur bei einem kleinen Teil, niemals bei allen Pflanzen zugleich hätte Homozygotie eintreten können. Daß jede Pflanze in DARWIN'S Versuchen — und DARWIN betont dies ausdrücklich — zurückgeht hinsichtlich Größe, Zahl der Pollen, Widerstandsfähigkeit etc. macht eine derartige Erklärung unmöglich.

Meine eigenen Ansichten über das Wesen des Inzuchtschadens zu entwickeln, kann ich mich erst jetzt entschließen, nachdem es mir durch jahrelange Versuche gelungen ist, auf Grund dieser meiner Vorstellungen ein Mittel zu finden, durch das eine Schädigung durch Inzucht vermieden werden kann.

Das Individuum, das aus der Verschmelzung von Ei und Samenzelle hervorgeht, kann als Doppelwesen aufgefaßt werden. Das Protoplasma, das Serum, alle Gewebssäfte, sie werden in ihrem Charakter zum Teil von den Erbanlagen des Spermas, zum Teil von den Anlagen, die im Ei enthalten sind, bestimmt. Es wird also immer der werdende Embryo ein Doppelwesen mit zweierlei Serum, zweierlei Protoplasma darstellen, wobei sich diese beiden Sera überall so miteinander mischen, so einander durchdringen und physikalisch eine Einheit darstellen, daß ein innigstes Vertragen derselben Voraussetzung sein muß. Es ist aber zu erwarten, daß diese beiden verschiedenen von Ei und Samenzellen gebildeten Protoplasmen und Sera zunächst ebenso fremd aufeinander reagieren wie das Serum des eines der Elterntiere auf das des anderen Elterntieres einwirken würde, wenn es in dessen Blutbahn gelangt. Selbst die Mutter und das neugeborene Kind haben verschiedenes Blut, so daß das Blut des einen auf das des anderen in bestimmter Weise reagiert. Ebenso müssen wir annehmen, werden auch im Embryo zunächst die beiden fremden Bildungen aufeinander reagieren. Es

langen sie zur schädlichen Wirkung erst nach einer größeren Generationsreihe.“ (Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche von Dr. JOH. MEISENHEIMER. I. Die natürlichen Beziehungen, p. 375, Jena 1921.)

werden im normalen zweigeschlechtlich entstandenen Embryo Cytotoxine, Cytolysine und Hämagglutinine vorhanden sein und sie werden gebunden werden müssen durch die Bildung von entsprechenden Antikörpern, soll das normale Entwicklungsgeschehen nicht gestört werden. Was Sperma und Ei bildet, wirkt aufeinander giftig und muß Entgiftungsreaktionen auslösen.¹⁾

Faßt man verschiedene Verwandtschaftsgrade der beiden Eltern ins Auge, so muß man erwarten, daß bei großem Abstand der beiden Eltern, der gleichbedeutend ist mit Kreuzung verschiedener Gattungen oder Familien, die Entgiftung schließlich nicht mehr in vollem Umfange gelingen wird. Aus dem befruchteten Ei vermag nichts Lebensfähiges mehr zu entstehen oder der Organismus entwickelt sich zwar noch, doch hat die mangelhafte Entgiftung dem empfindlichsten subtilsten Apparat im Organismus geschädigt, den Geschlechtsapparat. Die Tiere sind steril. (Bei Menschen ist das Gehirn ein noch feinerer Indikator für Schädigungen und registriert noch besser jede nicht genügende oder zu langsam erfolgte Entgiftung.)

Bis hierher ist der Gedankengang außerordentlich naheliegend, beinahe trivial. Man braucht aber diesem Faden nur konsequent zu folgen, um den Schleier des Inzuchtschadens zu heben. Die gegenseitige Entgiftung wird ihr Optimum erreichen, wenn zwei Individuen der gleichen Art oder zwei nahverwandte Arten sich kreuzen. Wird aber die Verwandtschaft eine zu enge, die Gleichheit der Protoplasmen und der Gewebssäfte eine zu weitgehende, so kann der Fall eintreten, daß der die Entgiftung auslösende Reiz zu schwach wird. Der Entgiftungsprozeß bleibt aus.²⁾ Wir haben es dann mit einem unterschwelligen Reiz zu tun; oder die Entgiftung erfolgt verspätet, sie erfolgt zu langsam, nachdem der Embryo bereits Schaden genommen hat. Wenn dem so ist, so kann man sagen, die Inzucht schädigt, weil die beiden Keimzellen für einander zu ungiftig sind.

1) So wie Spermatozoen in einem Gemisch von Spermatoxinen und Antitoxinen ungeschädigt lebendig bleiben, so auch der Embryo in den durch Gegengifte gebundenen Giften.

2) Eine Parallele hierzu findet man in der Unmöglichkeit bei naher Verwandtschaft zweier Individuen die hämolytische Kraft des A gegenüber dem Blute des B dadurch zu steigern, daß man A durch Einverleibung von Erythrocyten (intraperitoneal, subcutan oder intravenös) des B vorbehandelt hat. Es wird dadurch nicht wirksamer gegenüber dem Blute des B, während dies bei nicht verwandten Individuen eintritt.

Nähern sich die beiden Partner noch mehr bis zu einer weitgehenden Identität ihres Protoplasmas, so wird zwar auch jetzt kein Reiz mehr zur Gegengiftbildung vorhanden sein, aber die gegenseitige Giftigkeit ist nun so minimal geworden, daß sie praktisch nicht mehr besteht. Die engste Inzucht, d. h. die Kreuzung zweier nahezu identischer Individuen bringt keinen Nachteil mehr. (Die beigefügte Fig. A versinnbildlicht das Angeführte.)

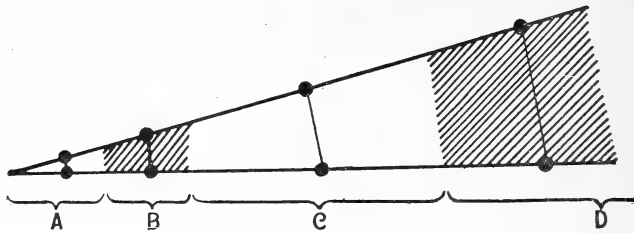


Fig. A.

Die zwei divergierenden Schenkel bringen das Maß der Verwandtschaft zum Ausdruck. Auf ihnen sind die einzelnen Individuen eingetragen (schwarze Kreise). Je zwei sich kreuzende Individuen sind durch Querstriche miteinander verbunden. Je größer der Abstand der Schenkel an der Stelle, an der die Individuen eingezeichnet, desto weiter die Verwandtschaft.

Zone A engste Verwandtschaft. Inzucht ohne Schädigung, da keine gegenseitige Schädigung der gebildeten Gewebssäfte im Embryo eintritt. (In diese Zone fällt auch Selbstbefruchtung von Zwittern sowie Parthenogenese mit sekundärer Verschmelzung der reduzierten Kerne.)

In Zone B wirkt Inzucht schädlich = Zone der unterschwelligen Reize.

Zone C optimale Zone, völlige Entgiftung.

In Zone D sind die beiden Komponenten zu verschieden, als daß noch eine völlige Entgiftung erfolgen könnte. Verschiedene Abstufungen sind hier wieder möglich, nämlich:

Phase 1. Der Bastard ist lebensfähig, aber nicht fortpflanzungsfähig.

Phase 2. Der Embryo stirbt während der Entwicklung.

Phase 3. Die Entwicklung geht nur soweit, als sie ohne Tätigkeit des Verschmelzungskernes zu gehen vermag. (Die Ergebnisse

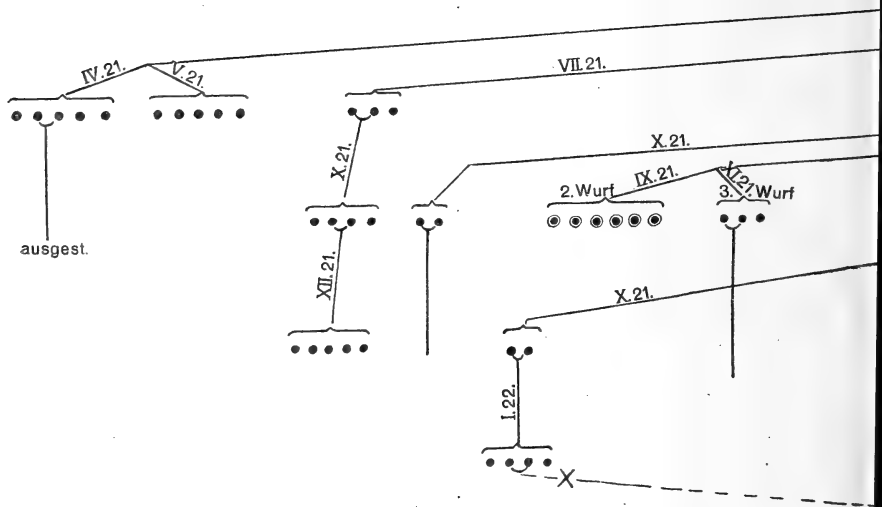
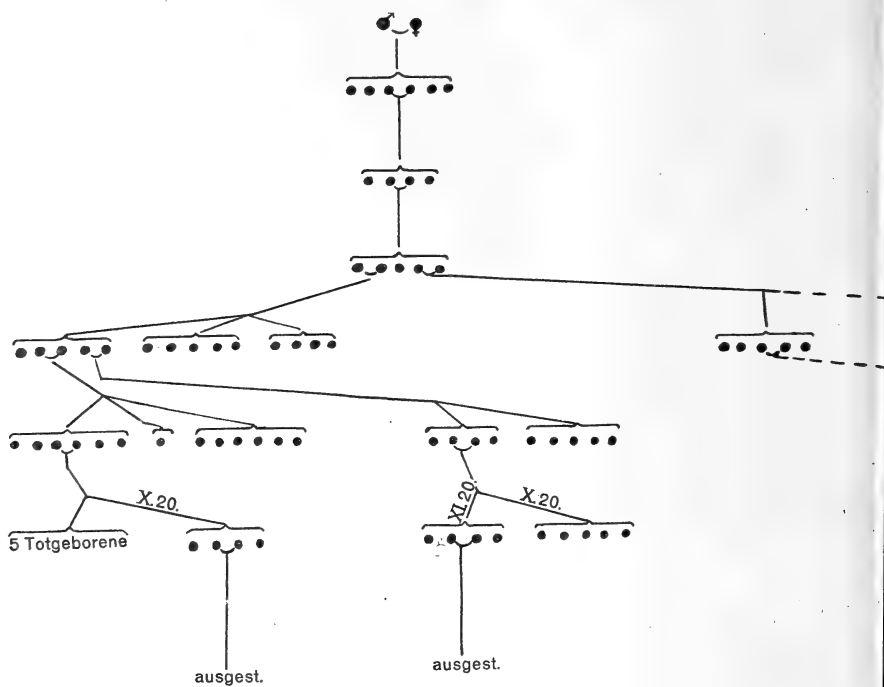
VON BOVERI, GODLEWSKI, BALZER, neuerdings von P. HERTWIG wären von diesem Gesichtspunkte zu betrachten.)

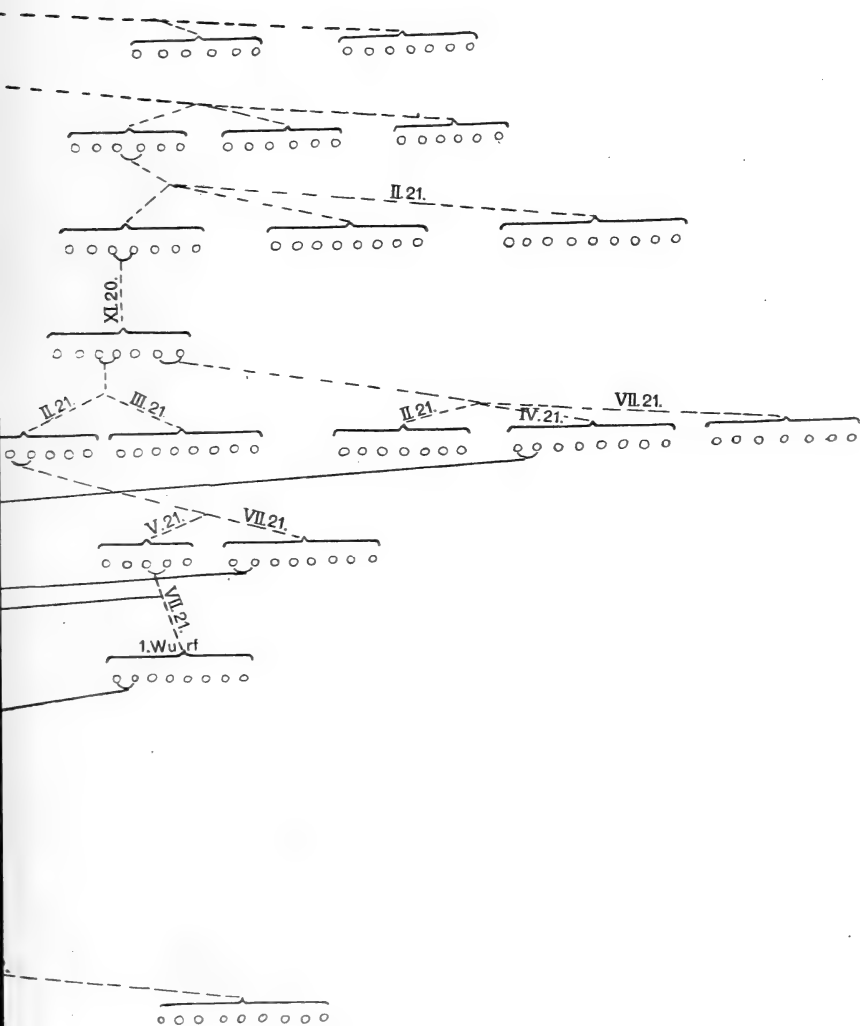
Man darf sich natürlich nicht vorstellen, daß die optimale Zone C eine so scharfe Begrenzung gegenüber B und D hat, wie dies im Schema angegeben ist. Innerhalb der Zone C wird von der Mitte aus ein Gefälle, d. h. Verringerung des Optimums nach beiden Seiten hin anzunehmen sein. Das Reagieren des Serums, des Protoplasmas etc. wird ein verschiedenes sein, auch wenn artgleiche im übrigen aber nicht verwandte Individuen zusammenkommen. Also auch außerhalb der Inzucht wird die Entgiftung nicht immer eine optimale, sondern, je nach den Partnern, eine abgestufte sein und man darf sich nicht verhehlen, daß zwei nicht verwandte Individuen gelegentlich einander biochemisch ähnlicher sind, als zwei verwandte. Damit ist aber gesagt, daß das, was wir als Inzuchtschaden bezeichnen (das ist die mangelhafte Entgiftung), auch außerhalb der Inzucht auftreten kann. Der „Inzuchtschaden“ ist also nicht spezifisch für Inzucht.

Wir dürfen somit erwarten, daß Mittel, die den Inzuchtschaden beeinflussen, nicht nur in der Zone B und D, sondern auch in der Zone C wirken, solange als nicht zufällig das (sicher selten sich ergebende) nicht mehr steigerungsfähige Optimum vorliegt.

Man kann wohl annehmen, daß jedes Gen sein eigenes Plasma und Serum bildet, resp. dem gesamten Plasma einen besonderen Akzent verleiht; doch können wir in einem aus Ei und Sperma entstandenen Individuum die Genkomplexe vom Vater und die von der Mutter als Einheit insofern auffassen, als die Produkte eines jeden dieser Genserien sowohl im Vater als auch in der Mutter bereits eine gegenseitige Auseinandersetzung erfahren haben. Damit, daß Vater und Mutter lebensfähig waren und normale Keimzellen lieferten, haben sie die normale gegenseitige Entgiftung ihrer Genprodukte dargetan.¹⁾

1) Die Erscheinung, daß durch Inzucht nicht nur die Konstitution der Nachkommen, sondern auch ihre Zahl beeinflusst wird, ferner daß nebeneinander in einem Wurf noch völlig gesunde Individuen neben stark degenerierten und neben Embryonen entstehen, die über die ersten Entwicklungsstadien schon nicht mehr hinauskommen, läßt sich nicht erklären, wenn man allein die Verwandtschaftsgrade der beiden Eltern-Individuen ins Auge faßt — dann müßte der Wurf einheitlich sein; entweder alle gesund, oder alle krank oder alle entwicklungsunfähig — man muß auch







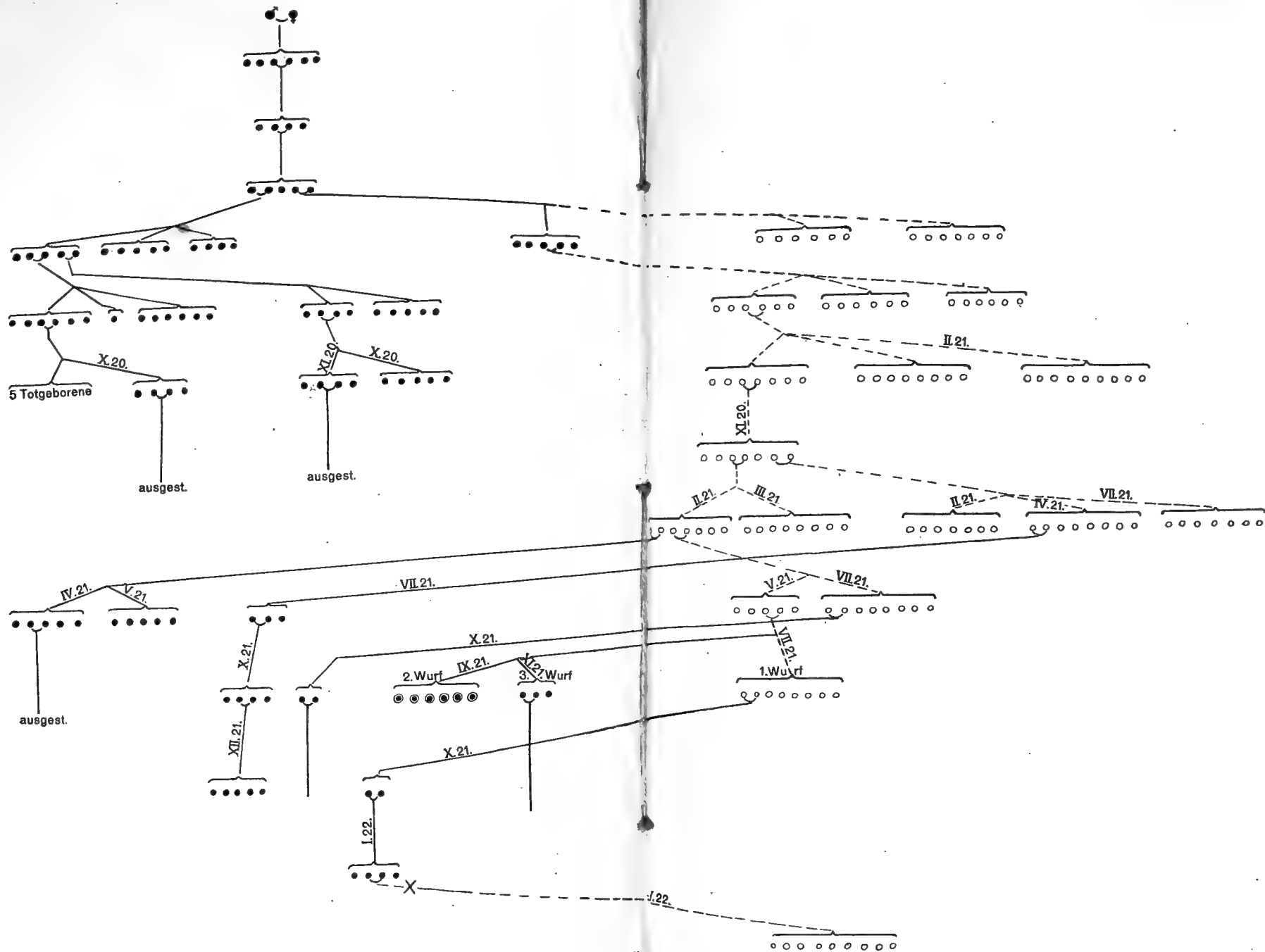


Fig. B.

Die Frage lautet demnach: Wie verhalten sich gegenseitig zwei derartige Komplexe einmal, wenn sie einander sehr fernstehen? (Gattungsbastarde) dann, wenn sie derselben Art entstammen? und schließlich, wenn sie in weitgehendem Maße einander gleichen? (Inzucht). Im Effekt gleich der Bastardierung zweier einander fernstehender Genkomplexe sind Bastarde von Mutationen, deren Komplexe nur hinsichtlich eines einzigen Gens unüberbrückbar große (nicht zu entgiftende) Differenzen aufweisen. Dies mag für manche der sogenannten zygotisch-lethalen Gene gelten. Hier — so darf man wohl manche dieser Fälle erklären — wird durch das lethal wirkende Gen ein im Artplasma zu fremdes Protoplasmaelement produziert, resp. es wird dem Gesamtprotoplasma und Serum eine eigene Art zu geben versucht, die zu fremd ist, um sich mit dem der betreffenden Rasse eigentümlichen Plasmotyp noch erfolgreich auseinanderzusetzen zu können.

Liegen geschlechtsbegrenzte, rezessive, lethale Faktoren vor, so wird es sich darum handeln, daß im männlichen Individuum die Schwierigkeiten der Entgiftung nicht durch Gen-Komplexe gegeben sind, sondern daß sie zwischen diesem lethalen Gen und allen übrigen bestehen.

Betrachten wir nun, von dieser Anschauung über das Wesen

hier von der Verschiedenartigkeit der Nachkommen infolge der verschiedenen Genkombinationen ausgehen.

Genkomplexe des befruchtungsfähigen Spermas eines Männchens können infolge Austausch und darauffolgende Reduktion tausendfältig verschieden sein. Dasselbe gilt für die Eier eines Individuums. Werden in der Norm 8 Eier befruchtet, so werden diese sich auch alle meist entwickeln, so lange der Verwandtschaftsgrad der Tiere kein zu enger ist. Mit fortschreitender Annäherung an die Schädlichkeitsgrenze, werden sich Kombinationen von Genkomplexen im Sperma und im Ei häufen, die, wenn sie zusammenkommen, infolge weitgehender Gleichheit keine genügende Entgiftung mehr auszulösen fähig sind, während dies bei anderen Kombinationen noch in vollem Maße gelingt. Je weiter die Inzucht geht, desto häufiger werden wir ungenügende Reaktionen erwarten müssen. Der Effekt fortschreitender Inzucht wird sich daher zunächst darin äußern, daß bei gleichbleibender Geburtenziffer einzelne Individuen von schlechterer Konstitution vorhanden sind. Dann wird die Zahl der Embryonen, die sich zu entwickeln nicht mehr fähig sind, zunehmen, die Geburtenziffer beginnt zu sinken. Unter den noch lebensfähigen werden immer weniger gesunde Individuen auftreten, bis wahrscheinlich keine Genkombinationen mehr möglich sind, welche hinreichende Differenzen schaffen, die die Grundbedingungen für die Entwicklungsfähigkeit des Embryos darstellen.

des Inzuchtschadens ausgehend, das reiche Material, das uns in dem Werke DARWIN's vorliegt.

Bei DARWIN findet sich eine Beobachtung, die er selbst besonders hervorhebt, ohne eine Erklärung dafür finden zu können.

Bei derselben Pflanze bestäubte er einen Teil der Blüten mit Pollen von anderen Blüten dieser gleichen Pflanze, einen anderen Teil bestäubte er mit den dieser Blüte eigenen Pollen. Hier liegen also zwei verschiedene Stufen sehr enger Inzucht vor, im zweiten Fall so eng, daß man eine gewisse Identität der beiden Protoplasmen sehr wohl erwarten darf. Über das Ergebnis schreibt DARWIN (p. 40): „Nehmen wir all die Beweise zusammen, so müssen wir schließen, daß diese im strengsten Sinne selbstbefruchteten Pflanzen etwas höher wuchsen, schwerer waren und meistens auch eher blühen als die von einer Kreuzung zwischen zwei Blüten an einer und der nämlichen Pflanze herrührenden. Diese letzteren Pflanzen bieten daher einen wunderbaren Kontrast zu denen dar, welche aus einer Kreuzung zwischen zwei bestimmten Individuen herrühren.“

Was hier DARWIN wunderbar und unerklärlich findet, ist die ausbleibende Schädigung bei denkbar engster Inzucht. Da wir für ein und dieselbe Blüte ein nahezu uniformes Protoplasma annehmen dürfen, so überrascht uns das Ergebnis nicht. Es fällt diese Kreuzung in die Zone A des beigegegebenen Schemas.¹⁾

Wenn die hier entwickelte Ansicht das Richtige trifft, so muß es — theoretisch wenigstens — möglich sein, Schäden der Inzucht auszuschalten. Es bieten sich verschiedene Wege. Gelingt es auch nur auf einem von diesen zum Ziele zu kommen, so gibt uns dies eine Gewähr, daß meine Erklärung das Richtige getroffen hat.

Wie ausgeführt, entsteht der Schaden dadurch, daß infolge unterschwelliger Reize keine Entgiftung mehr stattfindet, daß aber die Identität der beiden Plasmakomplexe noch nicht ein solches Maß erreicht, daß eine Entgiftung nicht mehr nötig wäre. Es bleibt daher zu untersuchen, ob der Schaden ferngehalten werden kann:

1. dadurch, daß man das Protoplasma des Embryos in seiner Gesamtheit gegen die unterschwelligen Schädigungen widerstandsfähig macht;

1) Es wäre sehr erwünscht, wenn von seiten der Chirurgen Parabiose — Versuche von diesem Gesichtspunkt aus angestellt würden der Art, daß der Einfluß enger Verwandtschaft mit dem Einfluß engster Verwandtschaft (Zone B u. A) z. B. bei Eineizwillingen verglichen würde.

2. dadurch, daß die Reizschwelle soweit als möglich herabgedrückt wird und dadurch im Embryo noch Entgiftungsprozesse zur Auslösung gelangen, und

3. dadurch, daß man künstlich die Differenzen, die die Sera der beiden zu kopulierenden Individuen besitzen, steigert.

Auf das Schema 1 bezogen, würde der erste Weg das Protoplasma befähigen, dem in der Zone B einwirkenden Schaden standzuhalten.

In 2 würde man erreichen, daß die Zone B von C her eingeeengt wird, daß sie eventuell ganz verschwindet und so die Zone C direkt an A angrenzt. Durch 3 schließlich würde erwirkt, daß Individuen, die infolge naher Verwandtschaft schon in der Zone B stehen, wieder aus dieser heraus nach C gerückt werden.

Von den drei Möglichkeiten habe ich bisher zwei in Angriff genommen, davon eine mit Erfolg durchgeführt. Ich arbeitete mit weißen Mäusen. Die Generationen folgen relativ schnell aufeinander. Es wurden jeweils Geschwister gepaart. Zunächst suchte ich zwischen den Geschwistern Unterschiede zu schaffen, indem ich jeweils das eine von beiden Tieren großer Feuchtigkeit und hoher Temperatur aussetzte. Die Vorversuche belehrten mich aber, daß die weißen Mäuse für diese Versuche ungeeignet sind, da sie sich starken Milieüänderungen gegenüber zu wenig widerstandsfähig erweisen.¹⁾

Die Versuche, die ich bisher durchführte und dabei positive Resultate erzielte, gingen darauf aus, die Widerstandsfähigkeit des Embryos gegenüber den unterschwelligem Schädigungen zu heben. Einen Fingerzeig bot mir bei meinem Suchen nach einer solchen Möglichkeit die Feststellung von GUNN (1908)²⁾, die ergab, daß die Widerstandsfähigkeit der roten Blutkörperchen gegen hämolytische Agentien durch Verabreichung von Arsen nennenswert gesteigert wird. Man durfte nun vermuten, daß die Wirkung der Arsengaben sich möglicherweise nicht allein auf eine Steigerung der Widerstandsfähigkeit der roten Blutkörperchen erstreckt und ferner, daß diese Steigerung sich nicht nur den Lysinen gegenüber äußert. Kurz man durfte vermuten —, und ich ging von dieser Annahme

1) Ich hoffe demnächst mit Schmetterlingsraupen diese Versuche wieder aufnehmen zu können, wobei zum Teil mit normalen, zum Teil mit außergewöhnlichen Futterpflanzen gefüttert werden soll.

Es bleibt ferner zu untersuchen, ob durch Impfung des einen Partners wirksame Unterschiede gesetzt werden können.

2) GUNN, Brit. med. Journ., 1908; GUNN u. FELTHAM, *ibid.*, 1911.

aus —, daß durch mäßige Arsengaben eine Steigerung der vitalen Äußerungen des Protoplasmas und der Gewebssäfte ganz allgemein zu erreichen sei. Ferner setzte ich voraus, daß die Wirkung sich von den behandelten Eltern auch auf die Embryonen übertragen würde. Das durchaus positive Ergebnis belehrte mich, daß ich mit dieser Annahme nicht zu weit gegangen war.

Die Versuche laufen über $2\frac{1}{2}$ Jahre. Es wurden jeweils Geschwister unter sich gekreuzt. Von jedem Paar wurden drei Würfe abgewartet. Um sicher zu sein, daß bei der Auswahl derjenigen Tiere eines Wurfes, die zur Fortpflanzung verwendet werden sollten, jede Selektion vermieden wurde, habe ich die Zusammenstellung der Paare jeweils einem Unbeteiligten (dem Diener) überlassen, der über Bedeutung und Ziele der Untersuchung völlig unorientiert war. Ich gab dann nur die Weisung, das erste Männchen mit dem ersten Weibchen, das er in die Hand bekam, zu einem Paar zu vereinigen. Der verwendete Stamm stand schon beim Händler längere Zeit unter regelloser Inzucht. Die Zahl der bei einem Wurf erhaltenen Jungen war beim Ausgangsmaterial durchschnittlich fünf; erst etwas mehr, vor Beginn der Aufspaltung in Versuchs- und Kontrolltiere etwas weniger. Mit den Versuchen wurde eingesetzt, als die Tiere bereits in der Behaarung und an den Ohren Zeichen der Degeneration aufwiesen. Die Vorversuche wurden mit arseniksaurem Natrium 0,0004 mg täglich ausgeführt. Die Ergebnisse waren günstig. Ich prüfte nun verschiedene zum Teil auch organische Arsenpräparate. Ein von den Farbenfabriken vorm. FRIEDR. BAYER & Co. hergestelltes Arsenpräparat mit 36,4 % Arsen bewährte sich am besten. Es wurde für die weiteren Versuche beinahe ausschließlich verwendet.

Kontrolltiere wurden von Anfang an abgeschieden. Nachdem diese letzteren eingegangen waren, wurden immer wieder neue Kontrolltiere aus der Reihe der behandelten abgetrennt. Ich untersuchte den Einfluß des Arsens, wenn es nur dem Männchen oder nur dem Weibchen verabreicht wurde und außerdem, wenn beide Partner gleichmäßig davon erhalten hatten. Abgesehen von den Arsengaben erhielten alle Tiere genau gleiches Futter. Um Ungleichheiten, wie sie durch individuelle Vorliebe für dieses oder jenes Futtermittel hätten entstehen können, zu vermeiden, wurde der Speisezettel so monoton wie möglich festgelegt, immerhin aber so, daß keine Krankheiten dadurch entstanden. Die Tiere erhielten Milch, Mehl und Körnerfrüchte.

Der völlige Raummangel im Institut, insbesondere das Fehlen eines eigenen Arbeitsraumes, verhinderte, daß ich zahlreichere Versuche nebeneinander laufen ließ. Bei sechs Serien war bereits der Geruch im Institut unerträglich geworden, da die Tiere im Gang untergebracht werden mußten. Es war nötig, in einer der Serien Männchen und Weibchen gleich zu behandeln, um zu entscheiden, ob das Arsen auch wirklich dadurch wirkt, daß es die Widerstandskraft erhöht. Ich mußte mir sagen, daß eine Einwirkung bei einseitiger Fütterung auch darauf beruhen könnte, daß durch diese Verfütterung Unterschiede zwischen den Männchen und den Weibchen gesetzt worden sind. Es zeigte sich aber, daß bei diesen Serien, wo beide Tiere in gleicher Weise Arsen erhielten, der Erfolg der gleiche blieb wie bei den anderen Versuchsanordnungen.

Das Hauptergebnis der Versuche ist das:

Während die unbehandelten Kontrolltiere jeweils innerhalb weniger Generationen völlig degenerierten (in bezug auf Körpergewicht, auf Habitus, auf Fruchtbarkeit) und bald ganz ausstarben, stieg die Zahl der Nachkommen der behandelten Tiere auf sieben und acht Junge (bis zu neun) im Wurf. Degenerationszeichen waren nicht nachweisbar.

Ich gebe hier die am längsten durchgeführte Serie wieder; überall da, wo die Linien durchgezogen sind, fand keine Behandlung der Eltern vor der Begattung statt.

Die Anordnung in der Tabelle wurde so getroffen, daß alle Würfe, die aus behandelten Eltern hervorgingen (unterbrochene Linie) rechts stehen, während alle Kontrollwürfe auf der linken Seite vereinigt sind. Die Wirkung der Behandlung tritt hier unzweideutig zutage. Andere Serien, die weniger lang liefen, zeigen das Gleiche.

Die Durchschnittszahl der Jungen in den Würfen der behandelten Tiere aller Serien ist 6,8; die unbehandelten degenerierten schnell.

Die Durchschnittszahlen für das Gewicht der 3 Monate alten Tiere (es sind etwa 20% aller Tiere gewogen worden), beträgt 20,2 g bei den behandelten, 13,1 g bei den unbehandelten. Da Arsengaben an sich zur Vermehrung des Körpergewichts zu führen vermögen, wurden mit Absicht nur solche Tiere gewogen, bei denen nur der Vater mit Arsen behandelt wurde; die gewogenen Tiere selber hatten eine Arsenfütterung nicht erhalten; ebenso ihre Mütter

nicht, um die Möglichkeit auszuschließen, daß das durch die Milch übermittelte Arsen die Gewichtszunahme bedingen könnte.

Bei den Ableitungslinien des letzten Wurfes dieser Serie ist ein Kreuz eingezeichnet. Durch ein Versehen des Dieners wurden den jungen Tieren etwa 10 Tage lang das pulverisierte, mit Mehl vermischte Präparat in etwa zehnfach höherer Dosis (er verwendete die Stammischung) verabreicht. Als ich den Irrtum erkannte, ließ ich mit der Arsenfütterung von einem Tag auf den anderen ganz aussetzen. Irgendwelche ungünstige Folgen zeigten sich nicht. Um die Dauer der Nachwirkung zu prüfen, ließ ich die Tiere erst einige Wochen später zusammen. Die Arsenwirkung war noch voll vorhanden. Das Weibchen brachte neun lebende Junge.

Durch diese Versuche ist somit dargetan, daß ich durch die ständige Verfütterung geringer Mengen eines Arsenpräparats die schädigende Wirkung völlig zu beseitigen vermochte. Damit ist wohl auch zugleich die Richtigkeit meiner Ansicht über das Wesen des Inzuchtschadens dargetan. Die Bedeutung dieser Erkenntnis liegt nicht allein in der Verwendung dieses Mittels bei Menschen; auch für den Tierzüchter, der bisher immer zwischen Vorteil und Schaden, den ihm die Inzucht bringt, abwägen mußte, ist es von größtem Interesse nun die Gefahren der Inzucht bannen zu können.

In dem eindeutigen positiven Ausfall der Versuche liegt ein starker Ansporn, nun auch die anderen oben skizzierten Wege zu beschreiten, um der einen gewonnenen Möglichkeit — die Inzuchtschäden zu beseitigen — noch weitere hinzuzufügen. Versuche nach dieser Richtung hin sind im Gange.¹⁾

1) Aus allen Serien (am deutlichsten an der hier aufgezeichneten, am längsten durchgeführten Serie) ist weiter zu erkennen, daß nach Aussetzen der Behandlung die Schädigung durch Inzucht um so schneller eintritt, je länger die Inzucht schon gedauert hat. Auf Fig. A bezogen, würde dies heißen:

Je weiter unter Behandlung mit dem Arsenpräparat in die Zone B vorgedrungen wurde, um so schneller erfolgt nach Aussetzen der Behandlung die Degeneration. Es ist zu erwarten, daß eine jahrelang durchgeführte strengste Inzucht unter Behandlung mit Arsen schließlich den Stamm ungeschädigt durch die Zone B ganz hindurchführt nach der Zone A, wo dann die Behandlung ohne Nachteil ausgesetzt werden kann.

Eigentümlich ist das nach Aussetzen der Behandlung auftretende

momentane Absinken der Fruchtbarkeit mit nachfolgender geringer Erholung.

Es muß besonders darauf hingewiesen werden, daß in dem in Fig. B (S. 450 u. 451) wiedergegebenen Versuch lediglich die Männchen behandelt wurden. Ich hatte kaum erwartet, auch in diesem Falle eine volle Wirkung zu sehen. Es schießen hier eine Reihe neuer Fragen auf:

Vermag das Sperma größere Mengen Arsen aufzuspeichern und in welcher Form? Wirkt Arsen auf die Erbmasse ebenso wie auf das, was aus der Erbanlage entsteht?

Hat das Chromatin für das Arsen besondere Affinitäten? Sind bei Einwirkung auf Anlagen geringere Mengen ausreichend als bei Einwirkung auf das, was aus den Anlagen sich entwickelt? Wirkt das Arsen quantitativ?

Vermag es jederzeit auf das Chromatin zu wirken oder nur in einer sensiblen Periode usw.?

Kann das Arsen in seiner Wirkung durch andere Faktoren, die eine „Protoplasmaaktivierung“ hervorrufen, ersetzt werden? (Versuche nach dieser Richtung hin sind angesetzt.)

Zahlreich und vielgestaltig sind die Fragen, die hier entstehen; mannigfaltig sind auch die Beziehungen zu Bekanntem, die sich beim weiteren Verfolgen dieser Gedankengänge ergeben. Das eine oder andere wurde hier schon flüchtig gestreift. Hier sei noch darauf hingewiesen, daß auch der Wechsel der Dominanz möglicherweise mit der schnelleren Entgiftung des einen der beiden Komponenten (des weiblichen oder des männlichen) zusammenhängt.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchungen über den Einfluß von Sauerstoff, Kohlensäure und Neutralsalzen auf Culicidenlarven und -puppen.

Ein Beitrag zur Atmungsphysiologie der Insekten.

Von

Dr. phil. **Christa Kreisel.**

(Aus dem Zool. Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität
Münster i. W.)

Mit 11 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

I. Teil.

- I. Einleitung.
- II. Notiz über biologische Beobachtungen.
- III. Bau und Anwendung der Apparatur.
- IV. Submersionsversuche mit Culicidenlarven und -puppen.
 - 1. Submersionsversuche mit *Culex*-Puppen.
 - A. Vorversuche mit *Culex*-Puppen in offener Schale.
 - B. Submersionsversuche.
 - α) in Leitungswasser von normalem Gasgehalt.
 - β) in CO_2 - oder O_2 -reichem Wasser.

II. Teil.

- 2. Submersionsversuche mit *Culex*- und *Anopheles*-Larven.

- V. Einfluß der Neutralsalze auf die Körperkolloide, speziell die CO_2 -Bildung.
- VI. Mechanik der Kohlensäure-Exkretion.
- VII. Zusammenfassung.
- VIII. Literaturverzeichnis.

I. Teil.

I. Einleitung.

Vorliegende Arbeit steht in Zusammenhang mit den Untersuchungen von A. KOCH (1918, 1919) und M. GOFFERJE (1918) über das Verhalten der Culicidenlarven bei der Submersion. Als Ziel der Untersuchungen hat die Erforschung des physikalisch-chemischen Atemmechanismus bei den Insekten mit metapneustischem Tracheensystem zu gelten. A. KOCH (l. c.) konnte zunächst zeigen, daß bei Larven von *Culex pipiens* während der Submersion die Kohlensäureabscheidung sowohl durch die Körperoberfläche als auch (in Form kleiner Gasblasen) durch das abdominale Stigma der Atemröhre erfolgen kann, und daß die Art der Exkretion unabhängig ist vom Gasgehalt des Wassers. Es lag deshalb nahe zu untersuchen, wie weit die im Submersionsmedium gelösten Salzmen gen von Einfluß auf den Mechanismus der Kohlensäure-Exkretion sind. M. GOFFERJE (l. c.) wies in diesem Zusammenhang nach, daß eine Kohlensäure-Speicherung in den Haupttracheenstämmen und eventuell eine Abgabe von wohl größtenteils CO_2 -haltigen Gasbläschen durch das Stigma der Atemröhre erzielt werden kann, wenn man eine „tödlich“ wirkende Salzlösung als Submersionsmedium verwendet. Um zu diesem Ergebnis zu gelangen, war es zunächst nötig, in Vorversuchen die Tiere in Salzlösungen zu züchten und den Einfluß der Salze auf das physiologische Verhalten der Tiere unter normalen Atembedingungen auf ihre Lebensdauer und ihre Entwicklungsmöglichkeiten festzustellen. M. GOFFERJE verwandte zu diesen Versuchen die in der Regel in natürlichem Süßwasser vorhandenen Salze: KNO_3 , NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, NaCl , KCl , CaCl_2 , MgCl_2 , Na_2SO_4 , K_2SO_4 , MgSO_4 . Diesen Vorversuchen schlossen sich Untersuchungen im Submersionsapparat an. Hier wurden von den Medien nur NaCl , KCl und außerdem HgCl_2 benutzt, weil die übrigen Salze wegen der Kriegsverhältnisse in den erforderlichen großen Mengen nicht zur Verfügung standen. M. GOFFERJE konnte ferner zeigen, daß die Energieproduktion der Larven während der Submersion un-

abhängig ist von der Art der CO_2 -Exkretion. Die von ihr erhaltenen, nach der KOCH'schen Methode aufgenommenen Ergogramme lassen an sich keinen Rückschluß zu, ob das betreffende Versuchstier die Kohlensäure in Form von Gasblasen durch das Stigma oder anderweitig (durch Haut- und Darmatmung) ausgeatmet hat. GOFFERJE erblickt darin den Beweis, daß die CO_2 -Ansammlung in den Tracheen und die Abscheidung von Gasblasen durch das Stigma wohl kaum als Zeichen einer allgemeinen Degeneration der Larve, als pathologische Erscheinung, sondern als Ausdruck einer Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen zu gelten hat.

Meine Aufgabe war eine doppelte. Es sollten die Versuchsreihen von M. GOFFERJE fortgeführt und das Problem weiter geklärt werden, wie man sich die Einwirkung der Salze auf den physikalisch-chemischen Mechanismus der Atmungsvorgänge, speziell der Kohlensäureabscheidung, zu denken hat. Ferner war es wünschenswert, den von A. KOCH (l. c.) an Larven angestellten Submersionsversuchen solche mit Puppen gegenüberzustellen, um zu prüfen, inwieweit die Sätze, die für die Larven gefunden wurden, auch für die Puppen von *Culex* Geltung haben.

Soweit es sich um Versuche über die Einwirkung verschiedener Salze auf den tierischen Organismus handelt, bestehen Zusammenhänge dieser Untersuchungen mit einer Reihe anderer Arbeiten. M. GOFFERJE (l. c.) hat in der Einleitung zu ihren Untersuchungen ausführlich darüber referiert, so daß ich an dieser Stelle nur darauf zu verweisen brauche. Erwähnt sei aber außerdem die inzwischen erschienene Arbeit von WILHELMI (1919) „Über die Bekämpfung der Musciden-Brut mit Kali-Salzen“. WILHELMI hat aus praktischen Gesichtspunkten heraus eine große Reihe Versuche angestellt über den Schädlichkeitswert einzelner Kalisalze auf Eier, Larven und Imagines der Musciden. Es ergaben sich als geeignete Mittel zur Fliegenbrutbekämpfung gelöschter Kalk, Borax und Endlaugenkalk; bei Anwendung im Mengenverhältnis 1:320, 1:160 bzw. 1:80 töten diese Stoffe etwa 75 % der Fliegenlarven in weniger als 8 Tagen oder hindern die Entwicklung der Larven aus dem Ei.

Auch A. KOEHLER (1919) berührt in ihrer jüngst erschienenen Arbeit „Über antagonistische Salzwirkungen an Colpoden“ ähnliche Probleme wie sie sich in meinen Ausführungen finden. Die Autorin beobachtete, daß Salzlösungen eine Veränderung der Gestalt der Tiere bewirkten und schloß daraus, daß es sich um Wechselwirkungen

zwischen den Salzionen und den Kolloiden des Tierkörpers handeln müsse und zwar im Sinne der HARDY'schen Regel.¹⁾

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Wilhelms-Universität zu Münster i. W. angefertigt.

Anschließend möchte ich allen denjenigen herzlich danken, die zum Gelingen beigetragen haben.

Mein hochverehrter Lehrer, Herr Prof. Dr. W. STEMPELL, und besonders Herr Privatdozent Dr. A. KOCH, der mir die Anregung zu den Untersuchungen gegeben hat, haben durch wertvolle Ratschläge meine Arbeit gefördert, und ich möchte nicht verfehlen, ihnen meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für das Interesse, das sie mir entgegenbrachten.

Auch Herrn Dr. SUDHOFF, Abteilungsvorsteher an der Landwirtschaftlichen Versuchsstation, danke ich für die Ausführung der Wasseranalysen.

II. Notizen über biologische Beobachtungen.

Ehe ich zum eigentlichen Thema meiner Arbeit übergehe, möchte ich vorher auf einige biologische Tatsachen hinweisen, die wohl durch den warmen Winter 1919—1920 bedingt wurden.

Wie eine Bestimmung nach SCHNEIDER (1913), der die Culicidenfauna in der Umgegend von Bonn bearbeitet hat, ergab, handelt es sich bei meinen Versuchstieren um *Culex pipiens* L., *Theobaldia annulata* SCHRANK und *Anopheles maculipennis* MEIG. Als Fundorte für die Versuchstiere kommen ein flacher Tümpel auf einer Wiese in der Nähe des Hafens bei Münster i. W. und ein zweiter in Nevinghoff, einem in der Umgebung der Stadt gelegenen Gutshof, in Betracht. Die Tiere lebten dort in ziemlich verschmutztem Wasser, im wesentlichen zusammen mit *Asellus aquaticus* L., *Dytiscus marginalis* L. und *Notonecta glauca* L.

Eine Wasseranalyse, die hier an der Landwirtschaftlichen Versuchsstation gemacht wurde, lieferte folgendes Resultat:

Tümpel am Hafen und in Nevinghoff.

Aussehen: durch braune Schwebestoffe getrübt.

Geruch: ohne besonderen Geruch.

1) Anodische Kolloide werden durch Kationen, kathodische durch Anionen ausgefällt.

Reaktion: neutral.
Ammoniak: 0—0.¹⁾

1 Liter enthält an gelösten Stoffen	mg
im ganzen:	896,0—376,0 ¹⁾
davon glühbeständig:	794,0—282,0
darin Kalk (CaO):	280,0— 94,0
Magnesia (MgO):	30,4— 9,3
Schwefelsäure (SO ₃):	199,2— 76,3
Chlor (Cl):	67,4— 49,7
Salpetersäure (N ₂ O ₅):	0,7— 15,0
Zur Oxydation erforderlicher O ₂ :	4,9— 4,8

Auf CO₄- und O₂-Gehalt wurden die Tümpel öfter an Ort und Stelle analysiert. Es ergab sich ein durchschnittlicher CO₂-Gehalt von 7,04 mg und ein solcher an O₂ von 0,9 mg pro Liter für den Tümpel am Hafen und von CO₂ = 6,03 mg und O₂ = 0,8 mg für den Tümpel in Nevinghoff. Die O₂-Bestimmung wurde nach der WINKLER'schen Methode vorgenommen. In bezug auf die CO₂-Bestimmung sei auf die eingangs zitierten Arbeiten von A. KOCH verwiesen, der eine ausführliche Beschreibung der Methode gibt.

Die Tiere wurden gefangen während der Monate März 1919 bis Januar 1920, und zwar die Puppen von Mai bis Oktober, die *Anopheles*- und *Theobaldia*-Larven von Mitte September bis Mitte November und die *Culex pipiens*-Larven während der ganzen Zeit.

Mitte November setzte eine Frostperiode ein, der eine ungewöhnlich warme, regenreiche Zeit folgte. SCHNEIDER gibt an, daß *Culex pipiens* und *Anopheles maculipennis* als Imagines überwintern. Kurz vor Weihnachten fing ich aber ganz frisch ausgeschlüpfte *Culex pipiens*-Larven von 1,5—2 mm Länge. Die *Culex pipiens*-Imagines müssen also noch im Dezember zur Eiablage geschritten sein. *Anopheles*-Larven wurden nach der Kälteperiode im November nicht mehr gefangen. Entweder ist nach dieser Zeit das Wärmeminimum, das zur Eiablage für die Imagines der *Anopheles* wohl notwendig ist, nicht mehr erreicht worden, oder aber die abgelegten Eier haben sich nicht weiter entwickelt.

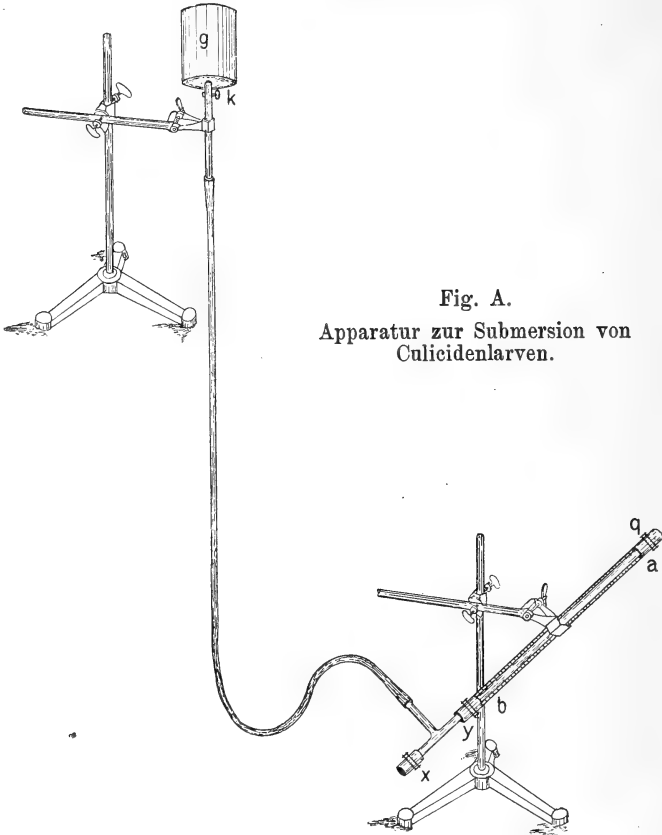
Hingewiesen sei schließlich noch auf das verschiedenartige Verhalten, das für *Anopheles*, *Culex* und *Mochlonyx* (die damals zu

1) Die ersten Zahlen beziehen sich auf das Tümpelwasser vom Hafen, die zweiten auf das von Nevinghoff.

anderen Zwecken gefangen wurden) festgestellt werden konnte. Während sich *Mochlonyx* Lw. sehr gut unter dem Eise entwickelt, ist das bei *Culex* nur in beschränktem Maße der Fall und für *Anopheles* anscheinend unmöglich.

III. Bau und Anwendung der Apparatur.

Die Versuche der *Culex*-Puppen wurden mit dem von A. KOCH in seiner Arbeit ausführlich beschriebenen Submersionsapparat an-



gestellt. Ich verweise deshalb auf die genannte Abhandlung. Der zu den Versuchen mit Culicidenlarven verwandte Apparat ist in Fig. A schematisch wiedergegeben. Ein Glasrohr *a b* von 65 cm Länge und 1 cm Durchmesser ist auf einem Maßstab angebracht und durch eine bewegliche Muffe an einem Stativ befestigt. Das

Ende *a* der Röhre trägt ein durch einen Quetschhahn *q* abzuklemmendes Schlauchstückchen. Das andere Ende *b* der Röhre ist durch einen kurzen Schlauch mit einem T-Glasrohr verbunden, an dessen zweitem, in der Richtung *a b* liegendem Schenkel wieder ein 5 cm langer Schlauch angeschlossen ist, der ebenfalls abgepreßt werden kann (*x*). Das Verbindungsstück zwischen T-Rohr und Versuchsrohr ist durch einen weiteren Quetschhahn (*y*) abzuklemmen. Der erste Schenkel des T-Rohres ist durch einen 70 cm langen Schlauch mit einem Scheidetrichter (*g*) verbunden, der mit dem Versuchswasser gefüllt und ebenfalls an einem Stativ befestigt ist. Durch Öffnen des am Scheidetrichter befindlichen Hahnes kann frisches Versuchswasser in die Röhre einströmen. Ist es bis *a* gestiegen, wird das Versuchstier mit Hilfe einer Pipette eingeführt; dann wird *a b* durch die Quetschhähne *q* und *y* abgequetscht. Nach Beendigung des Versuches wird das Tier bei *x* herausgespült.

Zu den Versuchen mit *Anopheles* wurde derselbe Apparat verwandt, nur wurde an Stelle der 65 cm langen Röhre eine 20 cm lange benutzt, um bei der Kleinheit der Versuchstiere eine einwandfreie Beobachtung zu ermöglichen; denn die kleinere Röhre wurde in diesen Fällen nicht mehr durch die Muffe getragen, sondern mittels eines Reagenzglashalters (um ein Erwärmen zu verhindern) mit der Hand vor der Lupe hin und her bewegt.

Um eine Ansammlung schädlicher Stoffwechselendprodukte zu vermeiden, wurde in allen Fällen das Versuchswasser jede 10 Minuten erneuert.

IV. Vorversuche mit *Culex*-Puppen in offenen Standgefäßen.

Bei den Puppen handelt es sich um zwei Versuchsreihen: um Züchtungen in Salzwasser in offenen Standgefäßen und um Submersion.

Zunächst wurden die Puppen in offene Standzylinder mit Salzlösungen verschiedener Konzentrationen gebracht. Über das Verhalten der Puppen in Salzlösungen geben bereits die Versuchsreihen von M. GOFFERJE (1918) Auskunft, und zwar insofern, als in den sogenannten „indifferenten“ Konzentrationen eine Entwicklung der Larve, Verpuppung und Imagobildung beobachtet werden konnte. Mit Ausnahme des Kaliumnitrats lieferten alle von M. GOFFERJE (1918) benutzten Salze der $\frac{n}{32}$ - und $\frac{n}{64}$ -Lösung, Kochsalz schon in der

In die Versuchsgläser kamen je eine Puppe bestimmten Alters und außerdem 1—2 Larven. Auf diese Weise wurde es ermöglicht, genau zu verfolgen, ob ein Unterschied im Verhalten der Puppen den Larven gegenüber vorliegt. Es lag nahe, zunächst KNO_3 auf

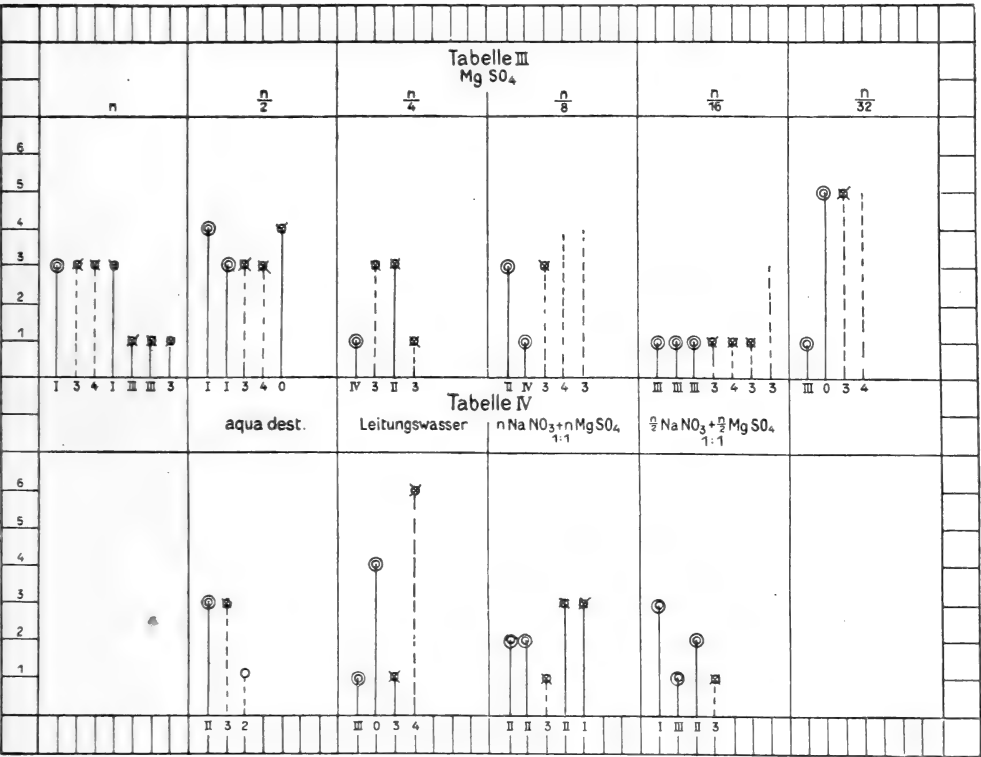


Fig. C.
Figurenerklärung vgl. bei Fig. B.

seine Wirkungen hin zu untersuchen, das einzige Salz, für das von M. GOFFERJE keine indifferent wirkende Konzentration gefunden worden ist. Natürlich schien es dann auch geboten, das andere Alkalinitrat, NaNO_3 , vergleichsweise zu diesen Versuchen zu verwenden. Als Vertreter der übrigen Salze wurde in diesem Zusammenhang MgSO_4 benutzt und zwar sowohl allein als auch in Kombination mit einem Alkalinitrat, so daß im ganzen Versuche vorliegen mit folgenden Lösungen:

KNO₃ in den Konzentrationen von

$$n, \frac{n}{2}, \frac{n}{4}, \frac{n}{8}, \frac{n}{16}, \frac{n}{32}$$

NaNO₃ und MgSO₄ in denselben Konzentrationen; ferner

$$n \text{ NaNO}_3 : n \text{ MgSO}_4 = 1 : 1$$

$$\frac{n}{2} \text{ NaNO}_3 : \frac{n}{2} \text{ MgSO}_4 = 1 : 1$$

Als Kontrollversuche dienten solche in Leitungswasser und Aqua dest. Es sei zunächst auf die Figuren verwiesen, die in graphischem Bilde das Verhalten der Puppen und der vergleichsweise benutzten Larven zeigen sollen.

Aus diesen Darstellungen ergibt sich: Von den zu den Versuchen verwandten gleichmäßig lebenskräftigen 73 Puppen und 55 Larven starben 18 Puppen und 46 Larven d. h. 25 % der Puppen und 80 % der Larven. Es stellte sich somit eine weit höhere Sterblichkeitsziffer für die Larven heraus.

Die den Tod der Tiere bewirkenden Salze müssen also in den Larvenkörper besser eindringen können als in den der Puppen. Diese Tatsache wird ja auch leicht verständlich, wenn man an die Wasseraufnahme der Larven in den Darm per os und per anum denkt. Es sei erinnert an die Beobachtungen, die RASCHKE (1913), DEWITZ (1918) und DÜRKEN (1913) an *Culex*-Larven machen konnten. Nach längeren oder kürzeren Pausen wird durch schluckende Bewegung des Afters Wasser oft in beträchtlichen Mengen aufgenommen, dessen Entleerung ruckweise erfolgt. Da der Enddarm vom Blut umspült wird, so ist natürlich eine Resorption der im Wasser vorhandenen Salze (ebenso wie der darin gelösten Gase) möglich. Das infolge des dauernden Spieles der Mundgliedmaßen wohl auch gelegentlich durch den Mund dem Darm zugeführte Wasser ist in demselben Sinne zu bewerten. Die Larven treten also sozusagen in viel intensivere Beziehung zum Wasser, und die Salze können ihre Giftwirkung viel besser entfalten, als dies bei den Puppen der Fall ist, wo nur die Körperwand eine Resorption ermöglicht und eventuell (in stärkeren Konzentrationen) als Membran einen schädlich wirkenden Wasseraustritt in das hypertonische Medium gestattet. Daß tatsächlich durch das Chitin der Puppenhaut die Salze tödlich einzuwirken vermögen, beweist der Tod der 18 Puppen, der meistens in den hohen Konzentrationen erfolgte (vgl. $n \text{ MgSO}_4$, $\frac{n}{2}$ und $\frac{n}{4} \text{ NaNO}_3$).

Die schwachen Konzentrationen haben auf die Puppen keinen Einfluß.

Die Dauer des Puppenstadiums wird durch die Salze nicht geändert. Ebenso scheint das Alter der Puppen bei der Überführung keine Rolle zu spielen.

Wenn man die Wirkungsweise aller Versuchsmedien auf die Puppen überblickt, so ergibt sich das wichtige Resultat, daß alle angewandten Konzentrationen in bezug auf Puppen als indifferent zu gelten haben. „Tödlich“ oder „entwicklungshemmend“ wirken die Neutralsalze innerhalb der n - bis $\frac{n}{32}$ -Konzentrationen nur auf Larven, nicht auf Puppen. Da die Alkalinitrate nach den GOFFERJE-schen Versuchen als die am schädlichsten wirkenden Salze zu gelten haben, läßt sich das aus den oben angegebenen Versuchen abgeleitete Ergebnis in seiner Gültigkeit wohl ohne weiteres auf alle 10 Salze übertragen. Dem Resultat kommt nicht nur in theoretischer, sondern vor allem auch in praktischer Hinsicht eine größere Bedeutung zu, und zwar bei der Frage nach der Bekämpfungsmöglichkeit der Culicidenbrut durch Salzeinwirkung.

Submersionsversuche in Leitungswasser, CO₂- und O₂-reichem Wasser.

Gleichzeitig mit den Züchtungen in offener Schale wurden eine große Anzahl Versuche im Submersionsapparat gemacht, um festzustellen, wie sich Puppen bei Luftabschluß verhalten. Als Submersionsmedien wurden benutzt:

Leitungswasser mit normalem Gasgehalt,
Aqua dest. mit starkem CO ₂ -Gehalt,
„ „ „ „ O ₂ -Gehalt.

Vor Versuchsbeginn lebten die Tiere in Tümpelwasser, das vom Fangort mitgebracht wurde. (Das verdunstete Wasser wurde durch Leitungswasser ergänzt.) Das zur Submersion verwandte Medium wurde unmittelbar vor dem Versuch auf seinen O₂- und CO₂-Gehalt untersucht.

In erster Linie wurde während der Submersion darauf geachtet, ob die Tiere durch die Stigmen der Atemhörnchen Gasblasen abgeben oder nicht, ferner wurden aktive und passive Bewegung der Puppen in ihren wechselnden Größen möglichst genau festgestellt,

da sich ja daraus Schlüsse auf den Gasgehalt des Tracheensystems und somit auf die Atmungsvorgänge ziehen lassen.

Was zunächst aktive und passive Bewegung der Puppen anbelangt, so ähnelt ihr Verhalten im wesentlichen dem der Larven, wenn sich auch bei der Submersion der Puppen die drei Perioden, von denen A. KOCH (l.c.) in dem Kapitel: „Die Reizbeantwortungen während der Submersion“ in seiner Arbeit (1919) redet, nicht ganz so deutlich unterscheiden und gegeneinander abgrenzen lassen. Besonders auffallend ist, daß des öfteren derartig lang dauernde Zustände völliger Lethargie (die durch gänzliche Bewegungslosigkeit der Puppen charakterisiert sind) eintreten können, daß man glaubt, mit dem Tod des Tieres rechnen zu müssen. In diesen Fällen setzen aber nach 10—15 Minuten spontan wieder Schwimmbewegungen ein. Allerdings ist ein lethargischer Zustand von dieser verhältnismäßig langen Dauer wohl als Vorbote des Todes anzusehen.

Dem Eintritt der Lethargie gingen öfters eigentümliche Zuckungen des Tieres voraus, eine Art klonischer Krämpfe, die auf Vergiftungserscheinungen des Nervensystems zurückzuführen sein müssen.

Wird gleich zu Anfang des lethargischen Zustandes oder spätestens unmittelbar nach Wiederbeginn der Bewegung die Submersion unterbrochen, so bleibt die Puppe meist am Leben. Wird der Versuch jedoch fortgesetzt, so tritt in vielen Fällen kurze Zeit darauf der Tod ein. Der Eintritt eines solchen, wie oben beschriebenen, lethargischen Zustandes kann somit als Grenzwert dafür gelten, wie lange die Submersion höchstens ausgedehnt werden darf, um das Tier noch eben am Leben erhalten zu können. Es wurde deshalb in den Versuchen einmal diese Submersionsdauer zu ermitteln versucht. In den untenstehenden Tabellen ist in der mit „Eintritt der Lethargie“ überschriebenen Spalte die betreffende zeitliche Angabe enthalten. Hielt die völlige Bewegungslosigkeit länger als 30 Minuten an, so lag keine Lethargie, sondern ein unwiderruflicher Stillstand der Lebensfunktionen vor, d. h. der Beginn der Bewegungslosigkeit bedeutete in diesen Fällen den Tod. Zwischen „Eintritt der Lethargie“ und „Tod“ mußte somit ein prinzipieller Unterschied gemacht werden, je nachdem es sich um einen vorübergehenden (10—15 Minuten währenden) oder einen dauernden Starrezustand handelte. Zahlen für die maximale, den Tod der Puppen verursachende Submersionsdauer, wurden ebenfalls ermittelt.

Zunächst seien die Protokolle der verschiedenen Versuchsreihen wiedergegeben.¹⁾

Protokolle.

1. Versuch.

Gehalt an O_2 : 9 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1,9 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,3 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
9	55	Versuchsbeginn
10	17	unregelmäßige Schwimmbewegungen
	35	Sinken der Puppe
	40	Hörner gefüllt
	43	Zittern der Puppe
	47	Abdomen bewegungslos
	53	Zurücksinken des Kopfes
	55	Versuchsschluß. Puppe lebt

2. Versuch.

Gehalt an O_2 : 9 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1,9 mg pro Liter.

Alter der Puppe: eben ausgeschlüpft.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
10	45	regelmäßige Schwimmbewegungen
11	05	Fragezeichenstellung
	25	Hörner gefüllt
	30	Puppe tot

3. Versuch.

Gehalt an O_2 : 9 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1,9 mg pro Liter.

Alter der Puppe: eben ausgeschlüpft.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,8 cm/sec.

1) 1—12 Versuche in Leitungswasser.

13—35 " " CO_2 -reichem Wasser.

36—47 " " O_2 " " "

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
11	50	regelmäßiges Steigen
12	30	Sinken der Puppe
	35	Hörner gefüllt
	40	bewegungslos
	55	Versuchsschluß. Puppe lebt

4. Versuch.

Gehalt an O_2 : 9 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1,9 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,5 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
8	50	
9	20	langsames Steigen
	30	Hörner gefüllt
	50	schnelleres Steigen
	53	bewegungslos
	55	Hörner gefüllt
10	00	Puppe tot

5. Versuch.

Gehalt an O_2 : 9 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1,9 mg pro Liter.

Alter des Tieres: eben ausgeschlüpft.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,6 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
10	08	regelmäßige Schwimmbewegungen
	22	zeitweises Zurücksinken des Kopfes
	30	Hörner wenig gefüllt
	38	Kopf sinkt zurück
	40	starkes Zittern
	45	starkes Schlagen mit dem Abdomen
	50	Drehung der Puppe um 180°
	55	starker Glanz am Thorax
11	25	Puppe tot

6. Versuch.

Gehalt an O_2 : 9 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1,9 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,3 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
9	20	regelmäßige Schwimmbewegungen
10	00	ruckweises Zurücksinken des Kopfes
	20	ein Horn ist zurückgelegt
	30	Sinken der Puppe in Spiralen
	35	Abdomen Fragezeichenstellung
	45	bewegungslos — Hörner gefüllt
11	30	Puppe tot

7. Versuch.

Gehalt an O_2 : 8 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1,9 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,9 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
9	30	regelmäßige Schwimmbewegungen
10	00	schnelles Steigen
	13	langsames Steigen
	15	bewegungslos — Hörner gefüllt
	30	Puppe lebt. Versuchsschluß

8. Versuch.

Gehalt an O_2 : 7 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 2 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
10	40	regelmäßige Schwimmbewegungen
	55	
11	25	
	40	
	45	
12	50	Kopf sinkt zurück
	50	
	00	

9. Versuch.

Gehalt an O_2 : 6,2 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 3 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,3 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
9	20	regelmäßige Schwimmbewegungen
10	20	bewegungslos
	30	Zurücksinken des Kopfes
	50	Hörner teilweise gefüllt
11	00	Glänzen der Puppe
	20	Puppe tot

10. Versuch.

Gehalt an O_2 : 6,8 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 2 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,1 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
11	00	langsame Schwimmbewegungen
	20	Zurücksinken des Kopfes, zeitweise
	30	Puppe wieder lebhafter
	40	allmählich wieder bewegungslos
	50	völlig bewegungslos
12	00	Puppe tot

11. Versuch.

Gehalt an O_2 : 5 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 2 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,8 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
12	00	regelmäßige Schwimmbewegungen
	20	"
	30	zeitweises Zurücksinken des Kopfes
	40	Zittern
	50	Hörner gefüllt
1	00	Puppe tot

12. Versuch.

Gehalt an O_2 : 5,8 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1,9 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,5 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
2	20	regelmäßige Schwimmbewegungen
	40	"
	45	zeitweise bewegungslos
3	00	vollkommen bewegungslos
	10	zeitweise Zittern
	20	—
	30	Puppe tot

I. Übersichtstabelle (über Versuch 1—12).

1. Versuchs- Nummer	2. Alter der Puppe Tage	3. Eintritt der Lethargie		4. Versuchs- beginn		5. Zeitdifferenz zwischen 3 u. 4 Min.	6. Versuchs- dauer Min.	7. Zustand der Puppe am Schluß
		Std.	Min.	Std.	Min.			
2	0	11	25	10	45	40	40	tot
3	"	12	40	11	50	50	60	lebt
5	"	10	38	10	08	30	77	tot
4	1	9	40	8	50	50	70	tot
11	1	12	40	12	00	40	60	tot
6	2	10	30	9	20	70	130	tot
10	2	11	22	11	00	22	60	tot
1	3	10	43	9	55	48	60	lebt
7	3	10	15	9	30	45	60	lebt
8	3	11	40	10	40	60	80	tot
9	3	10	10	9	20	50	120	tot
12	3	2	55	2	20	35	70	tot

13. Versuch.

Gehalt an O₂: 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO₂: 1760 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,9 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
3	15	schnelle Schwimmbewegungen
	30	Zurücksinken des Kopfes
	40	Blase an der Ansatzstelle des Abdomens
	50	Blase fort, nicht abgeschleudert
	55	Tier steigt schneller
4	00	bewegungslos
	10	Puppe tot

14. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1760 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,1 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
5	00	
	33	Luftblase am Thorax
	40	Blase fort
	45	Hörner gefüllt. Puppe tot

15. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1760 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 4 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
10	15	
	20	Kopf sinkt zurück. Tier bewegungslos
	32	Blase am Thorax
	40	Blase fort. Puppe lebt

16. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1760 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
12	00	
	15	Kopf zurück, bewegungslos
	32	Blase am Horn
	40	Blase fort. Puppe tot

17. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 739,2 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
9	55	
10	05	Lethargie
	35	ab und zu Zuckungen
11	00	Thorax glänzt stark
	05	Puppe lebt. Am nächsten Tag schlüpft die Imago aus

18. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0,1656 ccm = 0,17 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 739,2 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
11	50	
12	05	Lethargie
	20	
	30	völlig bewegungslos
	38	Puppe lebt. Am nächsten Tag schlüpft die Imago aus

19. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0,10 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 1408 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,8 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
2	45	
	58	große Gasblase am rechten Horn
3	02	Lethargie
	13	Blase fort
	24	neue Blase am rechten Horn
	27	Blase fort
	45	
4	00	
	10	Puppe tot

20. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 844,8 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
9	40	
	55	große Blase am Thorax
10	10	Blase wird kleiner
	30	Blase fort
	47	Hörner gefüllt, starker Glanz
11	00	Puppe liegt horizontal
	10	Puppe tot

21. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 844,6 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,5 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
2	20	
	40	Lethargie
3	00	Blase am Thorax
	10	Blase fort
	30	Puppe tot

22. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 844,6 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
3	40	
4	10	Lethargie
	20	Blase am Thorax
	25	Blase fort
	40	Puppe tot

23. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 844,6 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
3	50	
4	05	Lethargie
	20	Blase am Thorax
	30	Blase fort
	35	Puppe lebt

24. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 844,6 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2,5 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
4	20	
	36	Lethargie
	58	Blase am Thorax
5	10	Blase fort
	15	Puppe tot

25. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 844,6 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
5	30	
6	00	Blase am Thorax, bewegungslos
	15	Blase fort
	20	Puppe tot

26. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 844,6 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
8	05	
	35	Blase am Thorax, bewegungslos
	40	Blase fort
	45	Puppe tot

27. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 2534,4 mg pro Liter.

Alter der Puppe: eben ausgeschlüpft.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
2	53	
	58	Beginn der Lethargie
3	04	Hörner gefüllt
	11	Blase am rechten Horn
	15	Blase fort
	22	
	30	
	33	
	36	
	45	Puppe tot

28. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1056 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit 1 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
9	35	
	45	
	55	Beginn der Lethargie
10	04	
	20	Blase am Thorax
	28	
	30	Blase fort. Puppe tot

29. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0,782 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 422,4 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
11	10	
	20	Hörner sehr stark gefüllt
	30	Beginn der Lethargie
	38	
	40	Kopf zurück
	58	
12	59	
	00	Puppe heraus — lebt noch 2 Tage

30. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 1056 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
2	20	
	25	Beginn der Lethargie
	35	Blase am rechten Horn
	40	Blase fort
	41	neue Blase
	42	Blase fort
3	00	Puppe lebt

31. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 1056 mg pro Liter.

Alter der Puppe: eben ausgeschlüpft.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2,3 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
4	18	
	25	Zuckungen, Glanz
	30	Blase bildet sich
	35	Blase fort
	50	Puppe lebt

32. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1140,5 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2,8 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
11	20	
	25	Lethargie
	30	Blase entsteht
	40	Blase wird kleiner
	43	Blase fort
	45	
	50	Puppe tot

33. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0,7653 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 436,8 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
6	10	
	45	Zurücksinken des Kopfes
	50	Versuchsschluß. Puppe lebt

34. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 1660 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,9 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
3	21	
	25	Beginn der Lethargie
	28	Blase bildet sich
	30	Blase fort
	40	neue Blase
	50	Blase fort
	55	Puppe tot

35. Versuch.

Gehalt an O_2 : 0 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 8800 mg pro Liter.

Alter des Tieres: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 3 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
1	55	
2	00	Zurücksinken des Kopfes
	03	Blase am linken Horn
	07	Zuckungen
	14	Blase fort
	16	neue Blase
	18	Glanz
	20	Puppe bewegungslos
	22	Blase fort
	35	Puppe tot

II. Übersichtstabelle¹⁾ (über Versuch 13—35).

No.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
	Alter der Puppe	Versuchsdauer Min.	CO_2 -Gehalt mg	O_2 -Gehalt mg	Zahl der Blasen	Dauer der Blasen Min.	
27	0	52	2534,4	0	1	4	tot
31	0	32	1056	0	1	5	lebt
13	1	55	1760	0	1	10	tot
14	1	45	1760	0	1	7	tot
19	1	85	1408	0,1	2	15—3	tot
26	1	40	844,8	0	1	5	lebt
28	1	55	1056	0	1	10	tot
21	2	70	844,8	0	1	10	tot
22	2	60	844,8	0	1	15	tot
24	2	55	844,8	0	1	12	tot
29	2	50	422,4	0,782	—	—	lebt
30	2	40	1056	0	2	5—1	lebt
16	3	40	1760	0	1	8	tot
17	3	70	739,2	0	—	—	lebt
18	3	48	739,2	0,17	—	—	lebt
20	3	90	844,8	0	1	35	tot
23	3	45	844,8	0	1	10	lebt
25	3	50	844,8	0	1	15	tot
32	3	30	1140,5	0	1	13	tot
33	3	40	436,8	0,765	—	—	lebt
34	3	34	1660	0	2	—	tot
35	3	30	1800	0	2	11—6	lebt
15	4	25	1760	0	1	8	lebt

1) Diese Tabelle soll Aufschluß geben über die Beziehung von Kohlensäuregehalt und Blasenbildung.

III. Übersichtstabelle¹⁾ (über Versuch 13—35).

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Differenz 3—2	Versuchs- beginn	Eintritt der Lethargie	Blasen- bildung	Differenz 4—2	CO ₂ -Gehalt	O ₂ -Gehalt	No.
Min.				Min.	mg	mg	
40	11 ¹⁵	11 ⁵⁰	—	—	422,4	0,782	29
35	6 ¹⁰	6 ⁴⁵	—	—	436,8	0,765	33
33	5 ⁰⁰	5 ³³	5 ³³	33	1760	0	14
30	5 ³⁰	6 ⁰⁰	6 ⁰⁰	30	844,8	0	25
30	8 ⁰⁵	8 ⁵⁵	8 ³⁵	30	844,8	0	26
20	2 ²⁰	2 ⁴⁰	3 ⁰⁰	40	844,8	0	21
20	3 ⁴⁰	4 ⁰⁰	4 ¹⁰	30	844,8	0	22
20	9 ³⁵	9 ⁵⁵	10 ²⁰	45	1056	0	28
17	2 ⁴⁵	3 ⁰²	2 ⁵⁸	13	1408	0	19
16	4 ²⁰	4 ³⁶	4 ⁵⁸	18	844,8	0	24
15	3 ¹⁵	3 ³⁰	3 ⁴⁰	25	1760	0	13
15	12 ⁰⁰	12 ¹⁵	12 ³²	32	1760	0	16
15	11 ⁵⁰	12 ⁰⁵	—	—	739,2	0,17	18
15	3 ⁵⁰	4 ⁰⁵	4 ²⁰	30	844,8	0	23
10	9 ⁵⁵	10 ⁰⁵	—	—	739,2	0	17
10	9 ⁴⁰	9 ⁵⁰	9 ⁵⁵	15	844,8	0	20
7	4 ¹⁸	4 ²⁵	4 ³⁰	12	1056	0	31
5	10 ¹⁵	10 ²⁰	10 ³²	17	1760	0	15
5	2 ⁵³	2 ⁵⁸	3 ¹¹	18	2534,4	0	27
5	2 ²⁰	2 ²⁵	2 ³⁵	15	1056	0	30
5	11 ²⁰	11 ²⁵	11 ³⁰	10	1140,5	0	32
5	1 ⁵⁵	2 ⁰⁰	2 ⁰³	8	8800	0	35
4	3 ²¹	3 ²⁵	3 ³⁰	9	1660	0	34

36. Versuch.

Gehalt an O₂: 32 mg pro Liter.Gehalt an CO₂: 369,6 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,9 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
5	09	regelmäßige Schwimmbewegungen
	18	Puppe lebhaft
	30	schwimmt auf der Seite
	45	Hörner gefüllt
6	00	Puppe tot

1) Diese Tabelle soll Aufschluß geben über die Beziehung zwischen Kohlensäuregehalt und Eintritt der Lethargie.

37. Versuch.

Gehalt an O_2 : 32 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 369,6 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,5 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
2	20	
	35	Puppe sinkt. Hörner gefüllt
	45	Puppe schwimmt auf der Seite
	55	Hörner weniger gefüllt
3	05	Hörner halb leer
	15	
	23	Puppe hat sich um 180° gedreht
	30	
4	40	langsame Schwimmbewegungen
	45	
	00	Puppe tot

38. Versuch.

Gehalt an O_2 : 32 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 369,6 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,6 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
4	12	
	22	
	32	langsame Schwimmbewegungen
	40	Glanz
	50	
5	00	Puppe lebt

39. Versuch.

Gehalt an O_2 : 34 mg pro Liter.Gehalt an CO_2 : 506,9 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,7 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
2	20	
	30	
	35	langsames Sinken und Steigen wechseln
	40	Hörner voll
	50	Hörner leerer
3	00	Kopf sinkt zurück
4	45	Puppe tot

40. Versuch.

Gehalt an O_2 : 34 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 506,9 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,7 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
4	55	
5	15	Starker Glanz am Körper
	30	
	40	Zurücksinken des Kopfes
	46	
6	07	Puppe tot

41. Versuch.

Gehalt an O_2 : 33 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 8 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,9 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
12	40	
	45	regelmäßige Schwimmbewegungen
1	00	
		Starker Glanz
2	15	Puppe tot

42. Versuch.

Gehalt an O_2 : 35 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 338 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 0,9 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
9	45	
10	00	Hörner voll
	50	
		Glanz
11	00	
	45	Puppe tot

43. Versuch.

Gehalt an O_2 : 48 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 7,04 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 2 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,1 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
10	00	
	05	starker Glanz am Körper
	10	Hörner gefüllt
	29	
	35	Zurücksinken des Kopfes
	40	bewegungslos
	51	starker Glanz
	55	Hörner leerer
11	08	
	15	Puppe tot

44. Versuch.

Gehalt an O_2 : 48 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 7,04 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
11	28	
	30	
	40	Hörner gefüllt
	55	
12	00	
	05	Puppe tot

45. Versuch.

Gehalt an O_2 : 24 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 8 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,1 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
10	25	
	30	Hörner voll
	38	starker Glanz
	45	
	50	
	58	Puppe lebt noch 2 Stunden

46. Versuch.

Gehalt an O_2 : 16 mg pro Liter.

Gehalt an CO_2 : 352 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 3 Tage.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,2 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
10	34	bewegungslos Starker Glanz Puppe lebt noch 1 Stunde
	55	
11	00	
	25	
	33	
12	05	

47. Versuch.

Gehalt an O_2 : 24 mg pro Liter,

Gehalt an CO_2 : 6,03 mg pro Liter.

Alter der Puppe: 1 Tag.

Mittlere Steiggeschwindigkeit: 1,1 cm/sec.

Beobachtungszeit		physiologischer Zustand des Tieres
Std.	Min.	
10	55	Hörner voll sehr lebhaft Hörner leerer Puppe lebt noch 1 Stunde
11	06	
	13	
	28	
	38	
	45	

IV. Übersichtstabelle (über Versuch 36—47).

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
Alter der Puppe	Eintritt der Lethargie nach	Versuchsdauer	CO_2 -Gehalt	O_2 -Gehalt	Resultat	No.
Tage	Min.		mg	mg		
2	95	95	8	33	tot	41
3	51	91	352	16	tot	46
1	45	100	369,6	32	tot	37
1	43	50	6,03	24	tot	47
1	35	72	506,9	34	tot	40
3	32	37	7,04	48	tot	44
2	29	75	7,04	48	tot	43
3	25	33	8	24	tot	45
2	23	120	338	35	tot	42
1	21	54	369,6	32	tot	36
2	20	48	369,6	32	lebt	38
1	15	135	506,9	34	tot	39

Besprechung der Protokolle.

Überblicken wir die Versuchsergebnisse, so läßt sich zunächst zeigen, daß das Alter der Puppen von keinerlei Einfluß auf das Verhalten der Tiere ist. Der Zeitpunkt für den Eintritt der Lethargie, die Gasblasenbildung und das Endergebnis sind, wie aus den Übersichtstabellen zu ersehen ist, ganz unabhängig vom Alter der Puppen. M. GOFFERJE glaubt, bei Larven gelegentlich beobachtete Abgabe von Gasblasen im Submersionsmedium ohne Einfluß von Salzionen durch die Annahme erklären zu können, daß es sich in solchen Fällen um Tiere handele, die unmittelbar vor einer Häutung stehen; denn die zwischen alter und neuer Körperwand sich bildende Exuvialflüssigkeit soll den Gastransport der CO_2 vom Organismus ins Außenmedium bedeutend erschweren. Da aber die Puppen unmittelbar vor dem Ausschlüpfen — wie erwähnt — kein anderes Verhalten wie in der vorhergehenden Zeit zeigen, so ist während des ganzen Puppenstadiums im wesentlichen dieselbe Diffusionsfähigkeit der Gase anzunehmen.

Kompensationsverhältnisse und Schwimmbewegungen der Puppen.

A. KOCH (1919) stellte fest, daß Larven im Gegensatz zu der Annahme WESENBERG-LUND'S (1919) meistens überkompensiert sind, und daß die Kompensation des Tieres stets durch das Zusammenwirken verschiedener Komponenten zustande kommt. Als solche gibt er an: die Körperstruktur des Tieres, den Füllungsgrad des Darmes, sowie die Luftmenge in den Tracheen. Bei den Puppen liegen diese Verhältnisse bedeutend einfacher. Sie sind stark mit Gas gefüllt und daher stets überkompensiert. Diese Luftfüllung tritt in einem Glänzen des Tieres in Erscheinung. LAMPERT (1910, p. 320) bemerkt darüber: „Bei Nymphen, die an der Oberfläche des Wassers hängen, befindet sich eine Luftschicht unter der Oberhaut. Diese wird aus dem Tracheensystem ausgestoßen, infolge Verminderung des Körpervolumens, das mit der letzten Häutung Hand in Hand geht.“ Mit dieser starken Luftfüllung hängt es auch zusammen, daß die Tiere passiv nach oben steigen können, doch sieht man sie häufig auch Schwimmbewegungen ausführen. Sie sind ganz anderer Art als die der Larven, und ich verweise auf folgende Angaben, die über das Schwimmen der Puppen von *Culex*

handeln¹⁾: „Au lieu d'exécuter des oscillations perpendiculaires au plan de symétrie du corps, la région caudale frappe l'eau de coups isolés et dirigés suivant ce plan de symétrie“. HENNEGUY (1904) äußert sich weiter darüber²⁾: „La nymphe nage par saccade“. Dadurch wird zwar die Bewegung der Puppen sehr gut charakterisiert, aber nicht physiologisch genau analysiert. In letzter Hinsicht ist die Bewegung der Puppen als Stoßbewegung zu definieren, und zwar kommt die zur Wasseroberfläche senkrechte Aufwärtsbewegung folgendermaßen zustande:

In der Ruhelage nimmt das Tier die in Fig. D 1 gezeichnete Haltung ein. Das Abdomen führt nun einen starken nach hinten unten gerichteten Schlag aus (Fig. D 2), wobei in der Richtung des Pfeiles a ein Stoß auf das Wasser ausgeübt wird. Die Kraft a läßt sich in die Komponenten b und c zerlegen, von denen die eine senkrecht nach unten, die andere in horizontaler Richtung wirkt. Im nächsten Augenblick findet die Rückbewegung des Abdomens in der in Fig. D 3 angegebenen Richtung statt. Die hierbei auf das Medium ausgeübte Kraft (a') läßt sich (analog Fig. D 2) in 2 Komponenten b' und c' zerlegen. Da durch die unmittelbar aufeinanderfolgenden beiden Stöße des Abdomens die Wirkung der Komponenten b und b' sich aufhebt, kommen die Komponenten c und c' allein zur Geltung. Als gleichgerichtete Kräfte addieren sie sich in ihrer Wirkung und treiben das Tier nach oben. Der Drehpunkt für das die Bewegung ausführende Abdomen liegt in seiner Ansatzstelle am Thorax, und der Angriffspunkt der Kraft in dem ersten Drittel des Abdomens, wie sich bei ganz genauer Beobachtung deutlich feststellen läßt.

Den Hörnchen der Puppe ist dieselbe Funktion zuzuschreiben wie der Atemröhre von *Culex*-Larven, bei der A. KOCH von einer „Schwimmglockenfunktion“ redet. Unter normalen Verhältnissen hat der Cephalothorax der Puppe horizontale Lage (vgl. Fig. D 1), das Abdomen liegt demselben dicht an. Im Submersionsapparat waren die Hörnchen oft so gefüllt, daß an ihrer Außenwand die Gasschicht starke konvexe Krümmung annahm. Je mehr diese Gaskuppe ihre Konvexität verlor, desto mehr sank der Cephalothorax nach hinten, um im extremsten Falle die durch Fig. D 4 angegebene Stellung einzunehmen, die durch eine Drehung um 180° aus der Normallage heraus zustande kommt. Es bestand folglich bei allen Versuchen

1) Vgl. HENNEGUY, 1904, p. 528.

2) Vgl. p. 528.

eine deutliche Beziehung zwischen der Lage des Thorax und der Füllung der Hörnchen. Bei Puppen handelt es sich also — ebenso wie bei Larven — um eine „passive Gleichgewichtshaltung“, die rein mechanisch durch die Verteilung von Luft und Körpermasse im Organismus bedingt wird. Den Hörnchen kommt somit auch eine Art „Schwimmglockenfunktion“ zu, aber wieder ebenso wie bei den Larven wird ihr Füllungsgrad allein durch die physikalisch-chemischen Vorgänge bei der Atmung bestimmt.

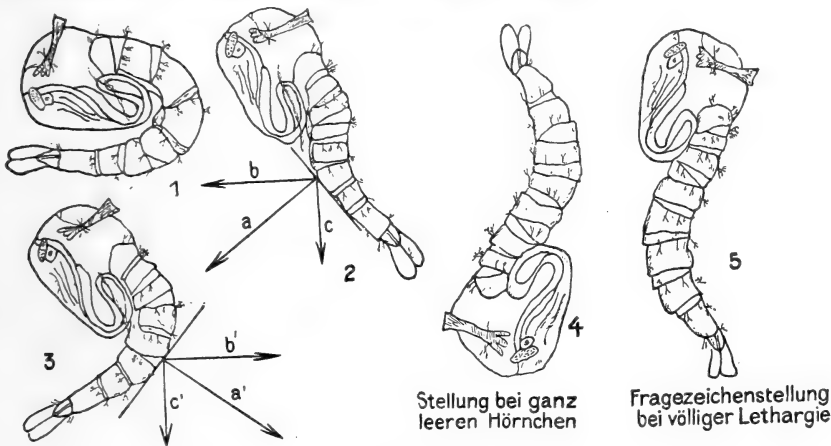


Fig. D.

Über die unterschiedliche Lage der „Schwimmglocken“ bei Larven und Puppen sei auf die folgende Ausführung DEGENER's (1910)¹⁾ verwiesen: „Die Puppe hätte ja die Atemröhre der Larve beibehalten können. Damit aber der Thorax gerade in dieser zur Wasseroberfläche senkrechten Richtung liegt, haben sich als spezielle Puppenorgane diese Hörnchen am Rücken des ersten Brustsegmentes gebildet. Die Puppe von *Corethra* hat diese Hörnchen auch. Hier dienen sie aber nicht zum Atmen, sondern nur zur Beibehaltung der Lage. Die Mücke muß beim Ausschlüpfen doch sofort in die Luft und nicht ins Wasser geraten. Der Riß entsteht gerade in der Nähe der Ansatzstelle der Hörnchen.“

Mechanismus der Atmung.

Während für die Culiciden-Larven neben der Tracheenatmung (durch das abdominale Stigma) eine Haut-, Darm- und Kiemen-

1) Vgl. p. 74.

atmung in Betracht kommt, handelt es sich bei der Puppe nur um einen Gasaustausch durch Haut und Stigmen.

Das Tracheensystem steht normalerweise, wenn die Puppen an der Wasseroberfläche hängen, durch die Stigmen der Hörnchen mit der atmosphärischen Luft in Verbindung. „Diese Stigmen stellen (HURST)¹⁾ offene Mündungen des Tracheensystems vor. Im ganzen sind 8 Paar Stigmen vorhanden, die aber bis auf das erste Abdominalpaar geschlossen sind. Der Eintritt von Wasser in die Atemhörner soll durch dichte Haare, die der inneren Fläche entspringen, verhindert werden (MIALL, p. 207), doch scheint es, daß schon die ganze Beschaffenheit der Ränder dieser kleinen Öffnungen dem Wasser den Eintritt verwehrt.“

Bringt man die Tiere in anormale Lebensverhältnisse, d. h. — in unserem Falle — werden sie submergiert, so ist keine Möglichkeit zur O₂-Aufnahme durch die Stigmata aus der atmosphärischen Luft vorhanden. Von den verschiedenen Atmungswegen ist deshalb der eine in einer Richtung geschlossen. Der ganze Atemmechanismus wird zwar jetzt auf eine einfachere Form gebracht (und somit ist der Zweck der Submersionsversuche erreicht), aber es kann auch durch die Versuche gleichzeitig bewiesen werden, daß eine Atmung atmosphärischer Luft für die Puppen auf die Dauer unerlässlich ist; denn ein gleichstarkes Atembedürfnis wie das der Larven läßt auch die Puppen fast stets an der Wasseroberfläche hängen.

Zunächst sei auf interessante Vergleiche in bezug auf die Dauer der Submersionszeit bei Puppen und Larven hingewiesen. A. KOCH (l. c.) stellte bei Larven eine durchschnittliche Submersionszeit von 180 Minuten fest, während sie bei meinen Versuchen nur rund 80 Minuten betrug. Diese Zahlen lassen sich allerdings nicht absolut nebeneinanderstellen, da ja die Versuchsbedingungen (CO₂- und O₂-Gehalt) nicht ganz die gleichen waren. Aus dem Ergebnis ist zu schließen, daß die Puppen nicht so befähigt sein müssen wie die Larven, O₂ aus dem Wasser aufzunehmen. Als Grund ist die fehlende Darmatmung anzusehen. Wie sich aus dem 2. Teil meiner Arbeit ergibt, spielt diese bei der Larve eine große Rolle. Außerdem stellte BABÁK (1913), gestützt auf Submersionsversuche in O₂-reichem und O₂-armem Medium, ein großes Sauerstoffbedürfnis der Puppen fest. In O₂-reichem Wasser lebten die Puppen 2 Stunden, in O₂-

1) Vgl. WINTERSTEIN, 1913, p. 495.

armem 55 Minuten. Es muß eine starke Hautatmung angenommen werden, eine Tatsache, die ich durch meine Versuche bestätigt fand.

Was noch weiter das O_2 -Bedürfnis der Puppen anbetrifft, verweise ich auf eine Stelle aus BABÁK¹⁾: „Es läßt sich während der Entwicklung der Mücke eine fortschreitend zunehmende Empfindlichkeit gegenüber O_2 -Mangel feststellen. . . . Im Wassertropfen in der ENGELMANN'schen Kammer, welche mit Wasserstoff gefüllt wird, wird die Larve in etwa 90 Minuten, die Puppe in 55 Minuten . . . gelähmt.“

An dieser Stelle möchte ich noch eine andere Beobachtung erwähnen, die ich ebenfalls in Übereinstimmung mit BABÁK (1913) anstellte. Wurden absichtlich Luftblasen in das Versuchswasser gebracht, so legte sich die Puppe mit ihren Hörnchen an diese an, und es ist anzunehmen, daß ein Gasaustausch zwischen Hörnchen und Luftblase durch Diffusion stattfand; denn die Submersionszeit wurde bei diesen Versuchen verlängert. Der Einfluß des O_2 -Gehaltes des Mediums zeigte sich auch deutlich in folgenden Versuchen, in denen dasselbe Submersionsmedium (Leitungswasser von normalem Gasgehalt) in verschiedenen langen Submersionsröhren verwandt wurde. Bei einer Länge von 1,60 m betrug die Lebensdauer 3 Stunden, bei einer Röhre von 1 m 2 Stunden und bei 30 cm 45 Minuten.

Trotzdem die Puppe während der Submersion auch von dem Sauerstoff zehrt, der in dem ursprünglich mit atmosphärischer Luft gefüllten Tracheensystem und den Hörnchen enthalten ist, so mußte doch sehr oft die Beobachtung gemacht werden, daß die Hörnchen bis zum Schluß des Versuches und manchmal noch kurze Zeit nach dem Eintritt des Todes gefüllt blieben. Es muß also an die Stelle des verbrauchten O_2 ein anderes Gas treten, und es kann sich dabei nur um CO_2 als Exkret des Stoffwechsels handeln. Daß tatsächlich während der Submersion Änderungen im Gasgehalt des gesamten Tracheensystems auftraten, ergibt sich daraus, daß Schwankungen in der Kompensation des Versuchstieres zu beobachten waren, die sich im wesentlichen in einer wechselnden Steiggeschwindigkeit der Puppen äußerten. Eine Exkretion von Ammoniak, wie sie für Dipterenlarven in Frage kommt, findet bei Puppen (ebenso wie bei Imagines) nach den WEINLAND'schen Untersuchungen nicht statt, sondern auf diesen Stadien wird der im Körper gebildete Stickstoff als Harnsäure ausgeschieden.

1) Vgl. WINTERSTEIN, 1913, p. 494.

Wie früher erwähnt wurde, bleiben für die CO_2 -Ausscheidung unter normalen Verhältnissen zwei Wege. Sie kann durch die Hörner in die Luft entweichen, oder durch die Körperhaut ins Wasser diffundieren. Eine dritte Annahme, daß sie sich in der unter der Puppenhaut befindlichen Gasmenge ansammelt, ist nicht ausgeschlossen. LAMPERT nimmt bei seiner Erklärung des Glänzens der Puppe (s. o.) etwas Ähnliches an, wenn er auch nicht von CO_2 , sondern von Luft redet, die aus den Tracheen ausgestoßen werde. Endgültigen Aufschluß kann nur eine Mikrogasanalyse der Gashülle unter der Puppenhaut liefern.

Da bei später angeführten Versuchen mit *Anopheles* ebenfalls eine Diffusion von CO_2 aus den Stigmenöffnungen in das Wasser angenommen werden muß, so ist dieselbe Möglichkeit in vorliegendem Falle keineswegs auszuschließen, und es läßt sich dann die Tatsache der dauernden Füllung der Hörnchen auf diese Weise erklären, daß man eine Diffusion eines Teiles der Stoffwechselkohlenensäure in das Tracheensystem und die Hörnchen und von da aus in das Medium annimmt.

Einfluß von O_2 und CO_2 bei der Submersion.

Um gerade das Problem der CO_2 -Aufnahme und CO_2 -Abgabe noch näher zu beleuchten, wurden, wie die vorhergehenden Protokolle zeigen, Versuche in Aqua dest. gemacht, das abgestufte Mengen der beiden Gase enthielt.

Es läßt sich zunächst der Einfluß vom starken CO_2 - oder O_2 -Gehalt des Mediums auf die Versuchsdauer konstatieren. Sie beträgt im Mittel 42 Minuten. Verglichen mit Leitungswasser bedeutet dies eine Differenz von 38 Minuten. Die Lethargie setzt in gasreichem Wasser auch bedeutend eher ein, nämlich bei starkem CO_2 -Gehalt nach 20 Minuten und bei starkem O_2 -Gehalt nach 36 Minuten. In Leitungswasser mußten durchschnittlich 53 Minuten vergangen sein, ehe das Tier bewegungslos geworden war.

Es ist nicht ohne weiteres die Möglichkeit vorhanden, diese Ergebnisse mit denen zu vergleichen, die A. KOCH (l. c.) an *Culex*-Larven beobachtete, weil bei seinen Untersuchungen der Eintritt der Lethargie den Versuchsschluß bedeutet. Wenn A. KOCH (1919) als mittlere Versuchsdauer 28 Minuten in stark CO_2 -haltigem Wasser angibt, so bedeutet dies in bezug auf meine Versuche: durchschnittliche Zeitdauer bis zum Eintritt der Lethargie. Diese betrug bei Puppen unter starkem CO_2 -Einfluß 20 Minuten. Man muß also

daraus schließen, daß die Puppen diesem Gas gegenüber empfindlicher sind als die Larven, da bei ihnen schon in $\frac{2}{3}$ der Zeit lethargische Zustände eintreten. Dies Resultat deckt sich wieder mit HENNEGUY's (1904) Ansicht¹⁾: „Les nymphes paraissent plus sensibles que les larves à l'action des gaz toxiques.“

Ein übermäßig starker CO_2 -Gehalt bewirkte, daß sich über der Öffnung der Atemhörnchen bei den Puppen große Gasblasen bildeten. Ab und zu traten auch ungefähr an der Verbindungsstelle zwischen Thorax und Abdomen Gasblasen aus. Die Entstehung dieser Blasen läßt sich nur als Folge des hohen Druckes erklären, den die eingedrungene CO_2 im Inneren des Tieres ausübte, da zum Zustandekommen dieser Blasen ein Mindestgehalt von 800 mg CO_2 pro Liter unbedingt erforderlich war. Die Puppen verhalten sich somit anders als die Larven des letzten Stadiums, die nach den Untersuchungen von A. KOCH keine Gasblasenbildung in CO_2 -reichem Medium zeigen. Bei den Puppen muß somit die Körperwand in bedeutend höherem Maße gasdurchlässig sein, als bei den Larven, sonst bestände nicht die Möglichkeit, daß CO_2 aus dem Medium in den Puppenkörper und sein Tracheensystem hineindiffundierte. Unter dem Einfluß des O_2 -reichen Mediums bildete sich nie eine Gasblase, weil einmal der Druck bei allen Versuchen wesentlich geringer blieb und es mir an den technischen Hilfsmitteln fehlte, ihn zu erhöhen und weil zum anderen der Diffusionskoeffizient für O_2 viel kleiner ist als für CO_2 ($\text{O}_2 = 0,0283$, $\text{CO}_2 = 0,812$). Die Blasen lösten sich nicht vom Körper des Tieres los, sondern nahmen allmählich an Volumen zu, behielten eine Zeitlang ihre Größe, um dann langsam kleiner zu werden, bis zum völligen Verschwinden. Es ist anzunehmen, daß sie sich in Wasser lösten; denn das Tier wurde, nachdem sie in Wasser resorbiert waren, schwerer. Bildete sich eine neue Blase, dann trat sofort das Gegenteil ein. Die Tiere wurden also während eines Versuches abwechselnd leichter und schwerer, d. h. sie stiegen oder sanken. Mit dem Eintritt der Lethargie hatte diese Blasenbildung nichts zu tun, wie sich aus den Versuchen 13—16, 19—24, 26—28, 30—32, 34—35 ergibt. Wurde der Versuch rechtzeitig abgebrochen, d. h. ehe die CO_2 das Tier im Apparat schon vergiftet hatte, so lebte es noch einige Stunden weiter. Zur Imagobildung kam es jedoch nur in 2 Fällen (vgl. Versuch 17 u. 18). Hier war auch der CO_2 -Gehalt relativ niedrig, nämlich 739,2 mg.

1) p. 530.

Jedenfalls bildeten diese Tiere aber eine Ausnahme; denn in Versuch 29 und 33 unterblieb die Weiterentwicklung, obgleich das Versuchswasser nur 436 mg CO₂ pro Liter enthielt. In stark CO₂-haltigem Wasser starben also die Puppen wohl an CO₂-Vergiftung, wie das A. KOCH auch für die Larven annimmt. Er beobachtete ferner, daß hoher Partialdruck von O₂, bei niederem CO₂-Gehalt zwar die Zeit bis zum Eintritt der Lethargie verlängert, aber nicht die Möglichkeit zu einer größeren durchschnittlichen Energieproduktion bietet, sondern im Gegenteil die Bedingungen dazu verschlechtert. Auch bei meinen Versuchen war kein günstiger Einfluß eines O₂-reichen Mediums zu bemerken. Die Lebensdauer der Tiere war im Gegenteil geringer als in Leitungswasser von normalem Gasgehalt.

Submersion in Salzwasser.

Zur Vervollständigung der Versuchsreihen wurden die Puppen auch in einigen Konzentrationen verschiedener Salze, die auch später noch zu Submersionszwecken bei Larven dienten, submergiert, um festzustellen, ob es zur Gasblasenabgabe kommen würde. Das Resultat war negativ. Die Submersionszeit war je nach der Stärke der angewandten Konzentration verkürzt, aber sonst ließen sich keinerlei Einwirkungen der Salze feststellen.¹⁾ Die Verkürzung der Submersionszeit in Salzwasser gegenüber derjenigen in Leitungswasser läßt den deutlichen Schluß zu, daß die Ionen in das Tier einzudringen vermögen, wieder ein Beweis für die Durchlässigkeit der Körperwand.

Über die Bedeutung dieser Salzwasserversuche vgl. Kap. 5.

II. Teil.

2. Submersionsversuche an *Culex*-Larven.

Im folgenden sollen nun die schon in der Einleitung erwähnten Versuche an *Culex*-, *Theobaldia*-, sowie an *Anopheles*-Larven besprochen werden. Zu Submersionszwecken wurden die Salze be-

1) Die Protokolle dieser Versuche sind hier nicht angegeben, da sie im Vergleich mit den oben angeführten Protokollen nichts Neues zeigen.

nutzt, mit denen M. GOFFERJE (l. c.) ihre Zuchtversuche gemacht hatte, nämlich die

Chloride von Na, K, Ca, Mg
Sulfate von Na, K, Mg
Nitrate von Na, K, Ca
und außerdem HgCl_2 .

Von jedem Salz wurde eine Normallösung hergestellt. War mit dieser Lösung die obere Wirkungsgrenze für das Tier noch nicht erreicht, so arbeitete ich mit doppelter Normallösung. Die Lösungen wurden so lange mit dem gleichen Volumen destillierten Wassers verdünnt, bis keine sichtbare Wirkung mehr auf das Versuchstier zu erkennen war. Auf diese Weise wurde die untere Grenze des Wirkungsbereiches des Salzes festgestellt. Wegen ihrer großen Zahl (400) können die Versuche hier unmöglich vollständig angeführt werden. Ich beschränke mich deshalb darauf, die Wirkungen der verschiedenen Konzentrationen jedes Salzes in Übersichtstabellen wiederzugeben. Der Einfluß der Salze zeigte sich am auffälligsten darin, daß sich an der Spitze des Atemtubus Gasblasen bildeten, die bei einzelnen Salzen abgeschleudert wurden, bei anderen nur sekundenlang aufblitzten.

Die Angaben über das Verhalten der Versuchstiere in jeder Konzentration entsprechen dem Mittel aus 6 Versuchen; denn Kontrollversuche zeigten, daß diese Versuchszahl ausreichend ist, um charakterisieren zu können, wie die Tiere durchschnittlich auf die einzelnen Salzkonzentrationen reagierten. Ich habe nie ein gleichmäßiges Verhalten aller 6 Tiere einer Versuchsgruppe beobachten können. Im günstigsten Falle konnte nur festgestellt werden, daß die Mehrzahl der Tiere einer Gruppe sich prinzipiell gleichartig auf das Salz einstellte. Man kann daraus den Schluß ziehen, daß es sich um außerordentlich feine Unterschiede handeln muß, die in dem allgemeinen physiologischen Zustand des Tieres begründet liegen.

Es folgen zunächst die Protokolle der Salzversuche mit *Culex* und *Theobaldia*; denn beide Tiere zeigten in bezug auf ihr Verhalten bei der Submersion die weitestgehenden Übereinstimmungen, so daß eine Trennung dieser Versuchsergebnisse nicht erforderlich schien. Die Versuche mit *Anopheles* werden später besprochen. Bei den Versuchsreihen, bei denen Gasblasenabgabe beobachtet worden ist, ist der Tabelle eine Kurve beigegeben worden, die anzeigt, wieviel

Blasen die Tiere durchschnittlich in den einzelnen Konzentrationen des Salzes abgegeben haben. + bzw. — in den Tabellen bedeutet positives bzw. negatives Ergebnis.¹⁾

I. Tabelle. KNO_3 . (Fig. E.)

Blasen	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$	$\frac{n}{16}$	$\frac{n}{32}$	$\frac{n}{64}$	$\frac{n}{128}$	$\frac{n}{256}$	$\frac{n}{512}$	$\frac{n}{1024}$	$\frac{n}{2048}$	$\frac{n}{4096}$
Bildung u. Abgabe	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—
Nur Bildung	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Aufblitzen	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—

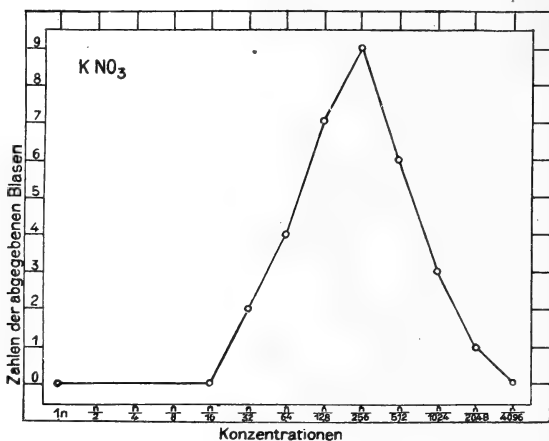


Fig. E.

II. Tabelle. NaNO_3 . (Fig. F.)

Blasen	2n	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$	$\frac{n}{16}$	$\frac{n}{32}$	$\frac{n}{64}$	$\frac{n}{128}$
Bildung u. Abgabe	—	+	+	+	+	+	—	+	—
Nur Bildung	—	—	—	—	—	+	+	+	—
Aufblitzen	—	—	—	—	—	—	+	+	+

1) Auf der Ordinatenachse sind die Zahlen der abgegebenen Blasen dargestellt (1 Blase = 1 Teilstrich); auf der Abszisse die Konzentrationen von

n , $\frac{n}{2}$, $\frac{n}{4}$ usw.

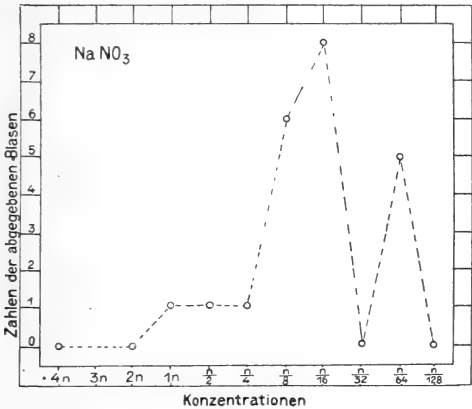


Fig. F.

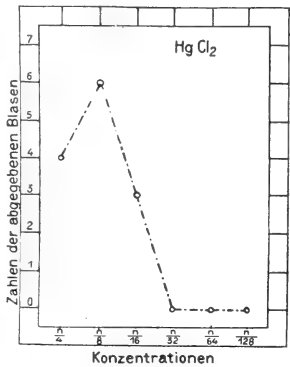


Fig. H.

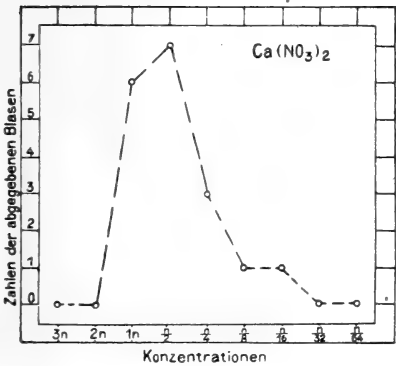


Fig. G.

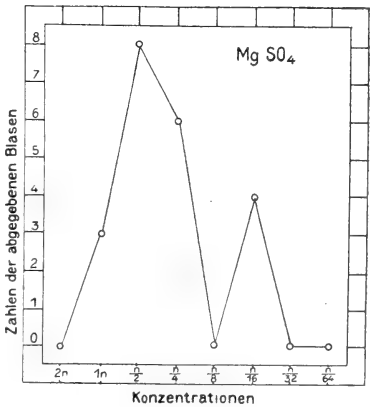


Fig. J.

III. Tabelle. Ca(NO₃)₂. (Fig. G.)

Blasen	2n	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$	$\frac{n}{16}$	$\frac{n}{32}$	$\frac{n}{64}$
Bildung und Abgabe	—	+	+	+	+	+	—	—
Nur Bildung	—	—	—	—	+	+	+	—
Aufblitzen	—	—	—	—	—	+	+	+

IV. Tabelle. HgCl_2 . (Fig. H.)

Blasen	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$	$\frac{n}{16}$	$\frac{n}{32}$	$\frac{n}{64}$	$\frac{n}{128}$
Bildung u. Abgabe	+	+	+	—	—	—
Nur Bildung	+	+	+	+	—	—
Aufblitzen	—	—	—	+	+	+

V. Tabelle. MgSO_4 . (Fig. J.)

Blasen	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$	$\frac{n}{16}$	$\frac{n}{32}$	$\frac{n}{64}$
Bildung u. Abgabe	+	+	+	—	+	—	—
Nur Bildung	+	+	+	+	+	+	—
Aufblitzen	—	—	—	—	—	+	+

VI. Tabelle. KCl .

Blasen	2n	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$
Bildung u. Abgabe	+	—	—	—	—
Nur Bildung	+	+	+	+	—
Aufblitzen	—	—	+	+	—

VII. Tabelle. NaCl .

Blasen	3n	2n	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$	$\frac{n}{16}$	$\frac{n}{32}$
Bildung und Abgabe	—	—	—	—	—	—	—	—
Nur Bildung	+	+	+	+	+	—	—	—
Aufblitzen	—	+	—	—	+	+	—	—

VIII. Tabelle. $MgCl_2$.

Blasen	2n	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$	$\frac{n}{16}$
Bildung u. Abgabe	+	—	—	—	—	—
Nur Bildung	+	+	+	—	+	—
Aufblitzen	—	—	+	+	+	—

IX. Tabelle. $CaCl_2$.

Blasen	2n	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$
Bildung u. Abgabe	—	+	—	—	—
Nur Bildung	+	+	+	+	—
Aufblitzen	—	—	+	—	—

X. Tabelle. K_2SO_4 .

Blasen	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$
Bildung und Abgabe	—	—	—
Nur Bildung	+	—	—
Aufblitzen	+	—	—

XI. Tabelle. Na_2SO_4 .

Blasen	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$
Bildung und Abgabe	—	—	—
Nur Bildung	+	—	—
Aufblitzen	+	—	—

XII. Tabelle.
Leitungswasser.

Blasen	
Bildung u. Abgabe	+
Nur Bildung	+
Aufblitzen	+

XIII. Tabelle.
Tümpelwasser.

Blasen	
Bildung u. Abgabe	+
Nur Bildung	+
Aufblitzen	+

V. Übersichtstabelle. (Fig. K.)

Blasen	KNO_3	NaNO_3	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	KCl	CaCl_2	MgCl_2	NaCl	HgCl_2	Na_2SO_4	K_2SO_4	MgSO_4
Bildung und Abgabe	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+
Nur Bildung	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—
Aufblitzen	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

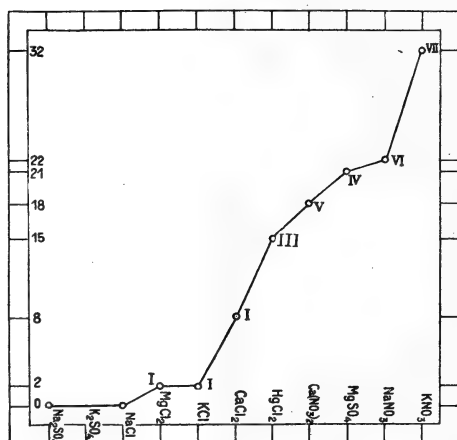


Fig. K.

Die Zahlen links geben die Zahlen der abgegebenen Blasen an (1 Blase = 1,47 mm). Die römischen Zahlen in der Figur geben die Zahl der Konzentrationen an, in denen die Blasen, die links angegeben sind, abgegeben wurden; z. B. in KNO_3 wurden in VII Konzentrationen zusammen 32 Blasen abgegeben.

VI. Übersichtstabelle.
(Hierzu Fig. L.)

	3n	2n	n	$\frac{n}{2}$	$\frac{n}{4}$	$\frac{n}{8}$	$\frac{n}{16}$	$\frac{n}{32}$	$\frac{n}{64}$	$\frac{n}{128}$	$\frac{n}{256}$	$\frac{n}{512}$	$\frac{n}{1024}$	$\frac{n}{2048}$	$\frac{n}{4096}$
KNO ₃			B	B	B C	B C	B C	A C	A C	A C	A	A	A	A	—
NaNO ₃			A	A	A	A	A B	B C	A B C		C				
Ca(NO ₃) ₂			A	A	A	A B	A B C	B C	C						
NaCl	B	B C	B	B	B C	C									
KCl		A B	B	B C	B C										
CaCl ₂		B	A B C	B C	B										
MgCl ₂		A B	B	B C	C	B C									
HgCl ₂					A B	A B	A B	B C	C	C					
Na ₂ SO ₄			B C												
K ₂ SO ₄			B C												
MgSO ₄			A B	A B	A B	B	A B	B C	C						

Es bedeutet: A: Bildung und Abgabe, B: nur Bildung, C: Aufblitzen von Gasblasen.

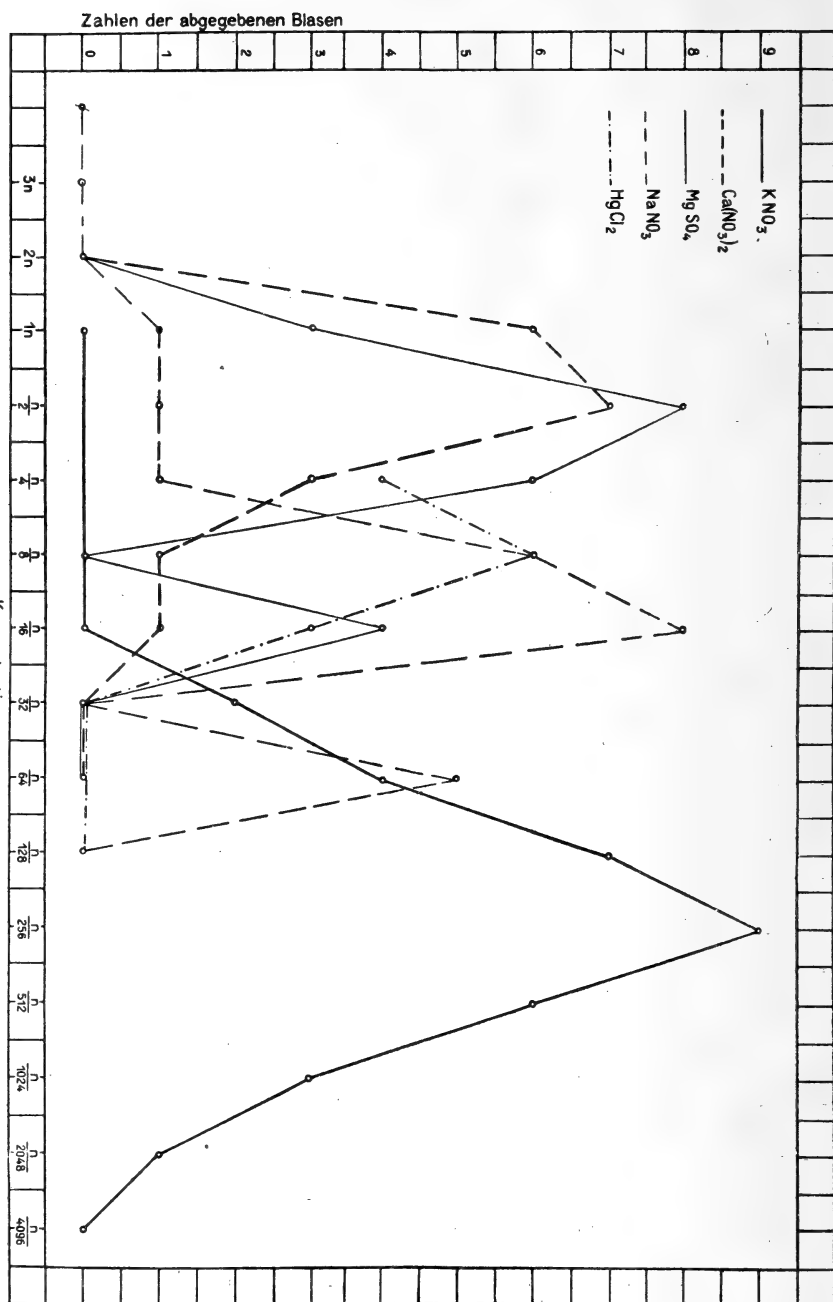


Fig. I. (zu Übersichtstabelle VI).

Besprechung der Protokolle.

Bei Besprechung der Versuchsergebnisse, die zum Teil in den Tabellen I—XIII niedergelegt sind, ist zunächst festzustellen, daß die Culicidenlarven auf Submersion in Salzlösungen in der Weise reagieren, daß in verschiedenen Konzentrationen einzelner Salze an der Spitze des Atemtubus ein einsekundenlanges „Aufblitzen“ einer kleinen Gasblase erfolgt. Eine gesteigerte Wirkung der Salze macht sich bemerkbar, wenn diese Blase größer wird und während 2—8 Minuten hängen bleibt, um dann allmählich an Volumen abzunehmen bis zum völligen Verschwinden. Ich rede dann von „Blasenbildung“ (vgl. auch die Versuche mit *Culex*-Puppen). Ist der Einfluß des Außenmediums auf das Tier noch intensiver, so wird die Blase mit kurzem Ruck abgeschleudert („Blasenbildung und Abgabe“).

Diesem Abschleudern geht stets eine lebhafte Bewegung des Tieres voraus. Die abgegebenen Blasen steigen schnell bis zur Spitze des Versuchsrohres. Wenn das Tier auch bis zu 10 Blasen abgeschleudert hatte, so konnte ich doch nie eine Gasblasenansammlung in der Versuchsröhre bemerken. Diese blieb nach wie vor völlig frei von jedem Gas. Es ist also keine andere Annahme möglich, als daß sich das Gas im Wasser wieder gelöst hatte. Entweichen konnten die Gasblasen nicht, da die Röhre völlig luftdicht abgeschlossen war. Ehe sich eine derartige Wirkung der Salze bemerkbar machte, mußte das Tier eine ganz bestimmte Zeit in der Lösung submergiert gewesen sein.

Diese Zeitdauer, sowie auch die Zahl der entstandenen Blasen während eines Versuches hängt ab einerseits von der chemischen Natur des Salzes und der Stärke der Konzentration, andererseits von dem Ernährungsstadium und dem Entwicklungsstadium des Tieres.

Aus den Tabellen und Kurven läßt sich schließen, daß die stärkste „Blasenbildung und Abgabe“ unter Einwirkung der Nitrate, des Magnesiumsulfats und Sublimats auftrat, und zwar nicht in den stärksten Konzentrationen die angewandt wurden, sondern in den mittelstarken. Es hängt das damit zusammen, daß die Giftwirkung in den hohen Konzentrationen so groß war, daß der Tod des Tieres fast sofort eintrat und infolgedessen Reaktionen zwischen lebendem Organismus und Salz unmöglich wurden. Die Salze lassen sich in bezug auf die Stärke ihrer Wirkung in 3 Kategorien einteilen.

1. Salze stärkster Wirkung:
 KNO_3 , NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$,
 MgSO_4 , HgCl_2 .
2. Salze schwächerer Wirkung:
 MgCl_2 , CaCl_2 , KCl .
3. Salze schwächster Wirkung:
 NaCl , Na_2SO_4 , K_2SO_4 .

Bei einer Betrachtung der Kurven zu Tabelle I, III, IV ergibt sich, daß eine maximale Wirkung der Salze in bezug auf Blasenabgabe in einer bestimmten Konzentration zu beobachten ist. In den stärkeren und schwächeren Lösungen geht die Erscheinung allmählich zurück. Bei NaNO_3 und MgSO_4 erhielt ich Kurven mit 2 Maxima. Es handelt sich dabei nicht um zufällige Ergebnisse; denn mit den betreffenden Salzen wurde in den entsprechenden Konzentrationen nachträglich eine größere Reihe von Versuchen angestellt, die aber alle das gleiche, in bezug auf die Blasenabgabe negative Ergebnis lieferten. Es liegt in diesem Falle zweifellos mitten in der Reihe der wirkungsvollen Konzentrationen ein Indifferenzpunkt vor. Vielleicht bestehen Zusammenhänge zwischen diesen Erscheinungen und den Beobachtungen von M. GOFFERJE (l. c.) über die indifferente Wirkung bestimmter Salzkonzentrationen in bezug auf Lebensdauer und Entwicklungsmöglichkeiten der Larven. Im Hinblick auf den Ernährungszustand und das Entwicklungsstadium ist zu sagen, daß Tiere des 3. und 4. Larvenstadiums, die lange gehungert hatten, am schnellsten die meisten Blasen bildeten und abgaben.

Die Tatsache, daß Hungertiere am stärksten reagieren, läßt sich wohl nur durch die Annahme erklären, daß der Hungerstoffwechsel derartige Veränderungen der lebenden Substanz bewirkt, daß eine besonders starke Einwirkung der Salze möglich wird.

Eine Erklärung dafür, daß ältere Tiere in derselben Konzentration desselben Salzes mehr Blasen abgeben als junge, ist darin zu suchen, daß bei älteren Tieren die Haut weniger gasdurchlässig ist als bei jüngeren und die beim Stoffwechsel gebildeten Gasmengen in ihrer Gesamtheit durch die Körperwand nicht nach außen entweichen können. Wir werden auf diese Zusammenhänge zurückzukommen haben.

Wenn eine Larve während eines Versuches mehrere Blasen gebildet und abgegeben hatte, so stimmten diese an Größe, Dauer

der Bildung und Abgabe nicht überein. Folgende Tabellen mögen ein Bild von einer „Blasenbildung“ und „Blasenabgabe“ bei 2 Versuchen geben.

XIV. Tabelle. Blasenbildung.

Lösung: $\frac{n}{2}$ KCl.

Versuchstier: *Theobaldia annulata*. 4. Häutungsstadium. Hungertier.

Blase	Dauer der Bildung		Unverändertes Volumen der Blase bis	Vollständige Lösung der Blase bis
	Std.	Min. u. Sek.		
1	10	15 ⁰⁰ —16 ⁰⁵	18 ⁰⁰	18 ⁰⁸
2		23 ⁰⁰ —25 ⁰²	27 ⁰⁶	28 ⁰³
3		30 ⁰⁰ —31 ⁰⁶	33 ⁰⁵	35 ⁰⁰
4		37 ⁰⁶ —38 ⁰²	39 ⁰⁵	41 ⁰²
5		45 ⁰³ —47 ⁰⁰	49 ⁰¹	50 ⁰³
6		55 ⁰⁰ —57 ⁰³	58 ⁰²	59 ⁰⁸

XV. Tabelle. Blasenabgabe.

Lösung: $\frac{n}{128}$ KNO₃.

Versuchstier: *Culex pipiens*. 3. Stadium.

Blase	Dauer der Bildung		Abgabe
	Std.	Min. u. Sek.	
1	2	30 ⁰⁰ —30 ⁰⁵	30 ⁰⁵
2		32 ⁰¹ —32 ⁰³	32 ⁰³
3		35 ⁰⁰ —35 ⁰¹	35 ⁰¹
4		40 ⁰⁰ —40 ⁰³	40 ⁰³
5		42 ⁰¹ —42 ⁰³	42 ⁰³
6		45 ⁰² —46 ⁰⁰	46 ⁰⁰

Vergleicht man die Tabellen miteinander in bezug auf die Dauer der Bildung, so findet man, daß die Bildungszeit bei Abgabe der Blasen wesentlich kürzer ist als in den Fällen, in denen sie am Atemtubus hängen bleiben und allmählich verschwinden. Es ist daraus zu schließen, daß die Gasexkretion bei einer „Blasenabgabe“ bedeutend energischer vor sich geht als bei einer „Blasenbildung“.

Gegen Ende des Versuches wurden die Bewegungen, die das Tier vor dem Abschleudern der Blase ausführte, wesentlich langsamer. Dieses ist selbstverständlich darauf zurückzuführen, daß infolge der unnatürlichen Lebensbedingungen die Energie des Tieres mit fortschreitender Versuchsdauer bedeutend abnahm.

In keinem Falle konnte konstatiert werden, daß der Eintritt der Lethargie, der sich in gleicher Weise äußerte wie bei den Puppen, nämlich in völliger Bewegungslosigkeit, in irgendeinem Zusammenhang stand mit „Bildung“ und „Abgabe“ der Blasen. Es war für den Eintritt der Lethargie völlig gleichgültig, ob und wieviel Blasen das Tier während eines Versuches gebildet bzw. abgegeben hatte. Diese Feststellung ist deshalb von größter Wichtigkeit, um gegebenenfalls dem Einwand zu begegnen, es könne sich bei der Gasexkretion durch das Stigma um die atmosphärische Luft handeln, die vor Versuchsbeginn in das Tracheensystem aufgenommen und infolge der anormalen Lebensbedingungen bei der Submersion wieder abgegeben wurde. In diesem Falle müßte bei Blasenabgabe die Lethargie bedeutend eher eintreten, als in den Versuchen, bei denen von einer Gasexkretion nichts zu beobachten ist, und das entspricht nicht den Tatsachen.

Blasenbildung und Abgabe haben als typische Erscheinungen zu gelten, die durch die Einwirkung der Salze bei der Submersion hervorgerufen werden. Neben diesen Wirkungen konnten eine Reihe weiterer Reaktionen der Tiere bei den Versuchen beobachtet werden, die allerdings nicht alle unbedingt auf die Gegenwart von Salzen zurückzuführen, sondern zeitweise (wenn auch in schwächerem Maße) in salzfreien Submersionsmedien wahrzunehmen sind. Dazu gehören: veränderte Bewegungen des Tieres, verschiedene Versuchsdauer in den einzelnen Konzentrationen, sowie Weiterentwicklung der Larve nach Schluß des Versuches.

Es treten in den n - und $\frac{n}{2}$ -Lösungen der Nitrate, von $MgSO_4$ und $HgCl_2$ nach einer Submersion von 15–20 Minuten krampfartige Zuckungen auf, die sich aus der Giftwirkung der Salze er-

klären lassen. Neben diesen krankhaften Erscheinungen möchte ich noch eine Bewegung hervorheben, die zwar nicht direkt durch den Einfluß der Salze hervorgerufen ist, da man sie auch im Aquarium vereinzelt wahrnehmen kann, die aber doch durch die Submersion ganz bedeutend verstärkt wird. Die Tiere benagen nämlich mit den Mundgliedmaßen sehr intensiv die Spitze des Atemtubus und streichen an dem ganzen Atemtubus entlang. Es findet unter sichtlicher Mühe ein Massieren des Tubus statt. Ähnliche Feststellungen machte JULIAN HOPPE (1911) bei seinen Atemuntersuchungen an *Notonecta glauca* (vgl. p. 31): „Bisweilen zieht das Tier das Abdomen unter Wasser und putzt die Enden desselben lebhaft mit dem letzten Beinpaar. Dieser Vorgang ist oft mehrere Male hintereinander zu beobachten. Dies Putzen wird dann geschehen, wenn der Haar- kranz der Atemöffnung infolge gewisser Störungen nicht aufklappt.“ HOPPE nimmt also Störungen der Respiration als Grund des Putzens an, und dieselbe Erklärung möchte ich für meine Beobachtungen geben. Die Tiere müssen fühlen, daß sie sich unter anormalen Lebensbedingungen befinden. Der Atemtubus wird ihnen geschlossen erscheinen, und deshalb versuchen sie wohl durch Streichen und Benagen, ihn zu öffnen.

XVI. Tabelle.

Konzentration	Versuchsdauer Min.	Salze
n bis $\frac{n}{16}$	20—30	KNO_3 , NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ MgSO_4 , HgCl_2
$\frac{n}{16}$ bis $\frac{n}{128}$	60	
n bis $\frac{n}{2}$	30—45	MgCl_2 , CaCl_2 KCl
$\frac{n}{2}$ bis $\frac{n}{64}$	60—90	
2n bis n	90	NaCl , Na_2SO_4 K_2SO_4
n bis $\frac{n}{64}$	120—150	

Wie A. KOCH (1919) feststellte, betrug die Versuchsdauer bei *Culex*-Larven in Submersion durchschnittlich $2\frac{1}{2}$ Stunden, wenn das

Versuchsmedium Leitungswasser von mittlerem Gasgehalt war. Vergleicht man damit vorstehende Tabelle, die einen Aufschluß über die Versuchsdauer bei meinen Versuchen gibt, so lassen sich wesentliche Unterschiede konstatieren.

Bei Aufstellung der Tabelle sind nur die Versuche berücksichtigt, bei denen die Tiere bis zum Eintritt des Todes submergiert wurden. Die Versuchsdauer beträgt in den hohen Konzentrationen der Salze nicht über $1\frac{1}{2}$ Stunde. In den Konzentrationen von $n - \frac{n}{16}$ der Salze stärkster Wirkung starben die Tiere schon nach einer Submersion von 20–30 Minuten.

Nach Schluß des Versuches wurden die Tiere in Leitungswasser gebracht. In zwei Fällen konnte beobachtet werden, daß sie dann sofort noch einmal eine Gasblase abgaben. Sehr oft trat ein Starrezustand ein, der 1–2 Stunden anhalten konnte. Diese Erscheinung ist wohl aufzufassen als langanhaltende Schockwirkung, die als Reaktion auftritt bei der spontanen Überführung des durch die Submersion äußerst stark geschädigten Körpers in ein anderes Medium. Nach Überwindung dieses Zustandes lebten die Tiere verschieden lange. Manche starben nach 3–4 Stunden. War die Larve nur in schwacher Lösung submergiert worden, so lebte sie oft noch 3–4 Tage weiter. Zur Imagobildung kam es nur dann, wenn die Submersionszeit kurz bemessen war und als Medien schwache Konzentrationen von Chloriden und Sulfaten benutzt wurden.

Es wurde schon in der Einleitung erwähnt, daß zu den Submersionsversuchen dieselben Salzlösungen verwandt wurden, in denen M. GOFFERJE ihre Zuchtversuche in offenen Standzylindern machte. Ein Vergleich mit ihren Ergebnissen scheint deshalb geboten. M. GOFFERJE stellte in bezug auf den Einfluß der Salze folgendes fest:

„Tödlich“ wirken alle $\frac{n}{2}$ -Lösungen und die $\frac{n}{4}$ -Lösungen der Nitrate sowie des Kalium- und Magnesiumchlorids. „Indifferent“ wirkende Lösungen lieferten sämtliche Salze (mit Ausnahme von KNO_3) in der $\frac{n}{32}$ - oder $\frac{n}{64}$ -Lösung, NaCl allerdings schon in der $\frac{n}{16}$ -Lösung. Der Salzgehalt dieser Lösungen schwankt zwischen 1 und 4 pro Mille.

Lösungen, die „entwicklungshemmend“ wirken, konnten

festgestellt werden in Form von NaCl, KCl, Na_2SO_4 , und zwar in $\frac{n}{32}$ bzw. $\frac{n}{64}$ NaCl, $\frac{n}{32}$ KCl, $\frac{n}{64}$ Na_2SO_4 und $\frac{n}{32}$ K_2SO_4 .

Als Resultat dieser Feststellungen bezeichnet M. GOFFERJE (l. c.) die Nitrate als die Salze stärkster Wirkung. Der gleichen Ansicht ist auch HIRSCH (1914), der angibt, daß Cl und SO_4 ziemlich gleichsinnig wirken, wenn natürlich auch Schwankungen vorkommen, daß dagegen die Wirkung erheblich stärker ist bei Verwendung von NO_3 -Salzen.

Diesem Urteil über die Wirkungsweise der Salze muß ich mich auf Grund meiner Versuchsergebnisse in jeder Hinsicht anschließen. Die auf die Lebensfunktionen der Tiere einwirkenden Salze sind auch für die Gasblasenentstehung verantwortlich zu machen. Die Nitrate, als die am schädlichsten auf Lebensdauer und Entwicklung einwirkenden Salze veranlassen auch die zahlreichsten Blasenbildungen und Abgaben. Bildung und Abgabe kann also nicht der Submersion allein zur Last gelegt werden.

Daß die Tiere vereinzelt auch in Leitungswasser Blasen abgeben, spricht durchaus nicht gegen diese Annahme, denn einmal ist das Leitungswasser in Münster äußerst reich an Mineralstoffen, besonders Eisen (das gleiche gilt natürlich von den Versuchen in Tümpelwasser), zum anderen ist bei Tieren, die in Leitungs- oder Tümpelwasser Blasen abgeben, auf Tiere zu schließen, die unmittelbar vor einer Häutung stehen (vgl. diesbezügliche Ausführungen von M. GOFFERJE, l. c., 1918) und insofern eine Ausnahme machen von dem regulären Verhalten.

Nachstehende Tabelle dient zum Vergleich des Gehaltes an Anionen im Tümpelwasser und in den zur Submersion verwandten Kalisalzen (unter Berücksichtigung der stärksten und schwächsten bei den Versuchen benutzten Konzentrationen). Es ergibt sich, daß der Chloridgehalt der schwächsten angewandten Konzentration von KNO_3 —19 bzw. 8,9, der SO_4 -Gehalt 356- bzw. 260-, der NO_3 -Gehalt 34- bzw. 1,6mal so stark im Submersionsmedium war als in den Tümpeln (am Hafen bzw. Nevinghoff). Daraus schon erklärt sich, daß im Tümpelwasser bedeutend weniger Blasen abgegeben wurden. Ein zweiter Grund für diese Tatsache ist auch darin zu suchen, daß in dem Tümpelwasser niemals ein Salz allein, sondern stets in Kombination mit anderen Mineralstoffen vorhanden ist, so daß in allen diesen Fällen eine antagonistische Salzwirkung in Frage kommt. Dadurch wird das Bild natürlich wesentlich ver-

XVII. Tabelle.

	NO ₃ Gramm pro Liter	SO ₄ Gramm pro Liter	Cl Gramm pro Liter
Nevinghoff	0,0094	0,0915	0,0497
Hafen	0,00044	0,0674	0,2389
n KNO ₃	62		
$\frac{n}{4096}$ KNO ₃	0,0151		
n KCl			35,460
$\frac{n}{8}$ KCl			4,4325
n K ₂ SO ₄		96,070	
$\frac{n}{4}$ K ₂ SO ₄		24,0175	

ändert und komplizierter, so daß von meinen Versuchen aus keinerlei Schlüsse auf das Verhalten der Tiere bei Anwesenheit verschiedener Salze gezogen werden können. Weitere speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen sollen die Zusammenhänge klären helfen, da ja das Problem der antagonistischen Salzwirkung ein besonderes Interesse beanspruchen darf, und viele Autoren z. B. W. OSTWALD ¹⁾ und LOEB ²⁾ ähnliche Untersuchungen in den Mittelpunkt ihrer Forschungen stellen.

Submersionsversuche an *Anopheles*-Larven.

Im folgenden Teil der Arbeit sollen die Versuche mit *Anopheles*-Larven in Submersion besprochen werden. Zunächst sei eine kurze allgemeine Bemerkung über das Verhalten der Larven gestattet.

Die *Anopheles*-Larve besitzt keinen Atemtubus, sondern nur zwei Stigmen auf dem vorletzten Abdominalsegment. Bei der Submersion waren diese Öffnungen in verschiedenen Konzentrationen einzelner

1) 1905.

2) 1912.

Salze so stark mit Gas gefüllt, daß sich eine Gasblase halbkugelförmig vorschob, und die Stigmen eine glänzende Kuppe trugen — in anderen Salzen war wieder kein Glanz zu bemerken. Folgende Tabellen sollen diese verschiedenen Füllungsgrade der Stigmen charakterisieren. Sie geben zugleich ein Bild von dem Einfluß der Salze auf die Lebensdauer und die Bewegungen der Tiere. Wie bei den Tabellen über *Culex*-Larven stellt auch hier jede Versuchsgruppe das Mittel aus 6 Versuchen dar.

Da man oft betont findet, daß *Anopheles*-Larven nur in fließendem Wasser im Laboratorium lebend zu erhalten seien, so möchte ich hier darauf hinweisen, daß ich diese Beobachtung nicht bestätigen konnte. Die Larven lebten mehrere Wochen in einer großen PETRI-Schale, der täglich frisches Leitungswasser zugesetzt wurde. Sie sammelten sich hier stets an der dunkelsten Stelle an. Auch im Freien konnte übrigens beobachtet werden, daß die Tiere viel schattenliebender sind als die *Culex*-Larven. Während des Aufenthaltes in den Schalen fanden Häutungen statt, überhaupt zeigten die Larven im allgemeinen normale Lebensäußerungen. Allerdings kam es selten zur Verpuppung und Imagobildung. Auch Hunger konnten die Larven sehr gut vertragen. So habe ich Versuchstiere 4 Wochen lang ohne Nahrung in Einzelkultur gehalten, ohne daß irgendwelche Hungerwirkungen zu beobachten waren, ja ohne daß das Wachstum sichtbar aufhörte.

Zeichenerklärung für die folgenden Versuche.

+ = überkompensiert,
 — = unterkompensiert.

Stehen beide Zeichen untereinander, so soll das unterschiedliche Verhalten zu Beginn und zum Schluß des Versuches charakterisiert werden.

t = Tod des Tieres.

l = Leben des Tieres.

tl = Tier kommt noch lebend aus dem Apparat, stirbt aber nach 1—2 Stunden.

VII. Übersichtstabelle. KNO_3 .

Konzentration	Larvenstadium	Kompensation	Physiologischer Zustand der Stigmen	Bewegungen des Tieres	Versuchsdauer	Resultat
n	3	+	In den ersten 20 Min. starker wechselnder Glanz.	Zu Beginn lebhaft. Nach 5 Min. starr. Bleibt starr bis zum Schluß.	Min. 30	t
$\frac{n}{2}$	4	+	Nach 10 Min. wechselnder Glanz.	Starke Mandibelbewegung. Nach 8 Min. starr. Während 12 Min. lebhaft. Starr bis Schluß.	45	l t
$\frac{n}{4}$	3	—	Anfangs starker, zum Schluß schwächerer Glanz.	5 Min. starr — lebhafte Mandibelbewegung. Am Schluß starr.	28	t
$\frac{n}{8}$	3	—	Starker wechselnder Glanz.	Sehr lebhaft — dann Wechsel zwischen Starre und Bewegung. Zuckungen.	45	t
$\frac{n}{16}$	3	—	Stigmen tragen glänzende Kuppen.	Starre u. Lebhaftigkeit wechseln.	20	t
$\frac{n}{32}$	4	—	Stigmen tragen glänzende Kuppen während des ganzen Versuchs.	Nach 30 Min. Zuckungen.	40	t
$\frac{n}{64}$	3	—	Auffallend starker Glanz. Aufblitzen.	Erst starr, dann lebhaft. Nach 20 Min. Lethargie.	32	t
$\frac{n}{128}$	3	—	Wechselnder Glanz. Nach Bewegung stärker.	Starre u. Bewegung wechseln. Mandibelbewegung.	25	l t
$\frac{n}{256}$	3	—	Wechselnder Glanz. Nach Bewegung stärker.	Erst 4 Min. starr, dann lebhaft. Nach 15 Min. starr.	35	l
$\frac{n}{512}$	4	—	Sehr schwacher Glanz.	5 Min. starr — lebhaft in Leitungswasser. 5 Std. starr, dann lebhaft.	20	l
$\frac{n}{1024}$	3	—	Kein Glanz.	Starre und Lebhaftigkeit wechseln. Mandibelbewegung.	15	l
$\frac{n}{2048}$	3	—	"	Lebhaftes Schwimmbewegung. Dazwischen Starre.	20	l
$\frac{n}{4096}$	3	—	"	Wechsel zwischen Starre und Bewegung.	28	l

VIII. Übersichtstabelle. NaNO_3 .

Konzentration	Larvenstadium	Kompensation	Füllungsgrad der Stigmen	Bewegungen des Tieres	Versuchsdauer	Resultat
n	3	+	Starker Glanz an den Stigmen. Aufblitzen.	Völlig starr — zeitweise Zuckung u. Mandibelbewegung.	Min. 30	t
$\frac{n}{2}$	3	+	Wechselnder starker Glanz. Aufblitzen.	Starke Mandibelbewegung. Putzen der Stigmen.	25	t
$\frac{n}{4}$	4	—	Wechselnder lebhafter Glanz.	Wechsel zwischen Starre und Bewegung.	45	l t
$\frac{n}{8}$	4	—	Wechselnder Glanz.	Mäßig lebhaft.	120	t
$\frac{n}{16}$	3	—	Schwächerer Glanz.	Wechsel zwischen Starre und Bewegung.	20	t
$\frac{n}{32}$	3	—	Schwacher Glanz.	"	60	l
$\frac{n}{64}$	3	—	"	"	60	l t
$\frac{n}{128}$	3	—	"	"	30	l
$\frac{n}{256}$	3	—	"	"	60	l

Um zu prüfen, welcher Unterschied in bezug auf die Lebensdauer sich ergeben würde, wenn *Anopheles*-Larven in offene Schalen mit Salzlösungen gebracht würden, habe ich eine Anzahl Tiere in verschiedene Konzentrationen zweier Salze gebracht, die ich auch bei Versuchen mit *Culex*-Puppen verwandte, nämlich KNO_3 und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Es wurde nicht auf die Entwicklungsmöglichkeiten geachtet, da es nur auf einen Vergleich zwischen der Lebensdauer im Submersionsapparat und in offener Schale in gleicher Lösung ankam.

IX. Übersichtstabelle. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$.

Konzentration	Larvenstadium	Kompensation	Füllungsgrad der Stigmen	Bewegungen des Tieres	Versuchsdauer	Resultat
2n	3	+	Lebhafter Glanz der Stigmen.	Lebhaft. Putzen der Stigmen. Nach 12 Min. starr.	Min. 20	t
n	3	+	Lebhafter Glanz der Stigmen.	Starrezustand. Nach 15 Min. einige Bewegung, dann starr.	30	t
$\frac{n}{2}$	3	+	Anfangs schwacher, dann stark wechselnder Glanz.	Mandibelbewegung. Wechsel zwischen Starre u. Bewegung.	60	t
$\frac{n}{4}$	3	$\frac{+}{-}$	Sehr starker wechselnder Glanz.	Lebhaftes Putzen.	20	$\frac{l}{t}$
$\frac{n}{8}$	4	—	Starker wechselnder Glanz.	Starre u. Bewegung wechseln.	20	$\frac{l}{t}$
$\frac{n}{16}$	3	—	Schwächerer Glanz.	Ganz starr.	20	l
$\frac{n}{32}$	3	—	Wechselnder schwacher Glanz.	Tier schwach beweglich.	30	$\frac{l}{t}$
$\frac{n}{64}$	3	—	Schwacher Glanz.	Tier schwach beweglich.	20	$\frac{l}{t}$

Während in den starken Konzentrationen der Unterschied zwischen Lebensdauer im Submersionsapparat und im Standgefäß nicht wesentlich hervortritt (vgl. $\frac{n}{2} \text{KNO}_3$ — 30 Min. in offener Schale und 30—45 Min. im Apparat), wächst die Differenz in den schwachen Lösungen bedeutend (vgl. $\frac{n}{4096} \text{KNO}_3$ — $19\frac{1}{2}$ Std. in offener Schale und 32 Min. im Apparat — oder $\frac{n}{64} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ — $22\frac{1}{4}$ Std. in offener Schale und 2 Std. im Apparat).

X. Übersichtstabelle. $MgSO_4$.

Konzentration	Larvenstadium	Kompensation	Füllungsgrad der Stigmen	Bewegungen des Tieres	Versuchsdauer	Resultate
n	3	+	Stigmen tragen glänzende Kuppen.	Starrezustand während des ganzen Versuches.	Min. 45	t
$\frac{n}{2}$	3	+	Starker wechselnder Glanz.	Sehr lebhaft. Nach 50 Min. Starre.	75	t
$\frac{n}{4}$	3	—	Kuppen schwinden.	Wechsel zwischen Starre und Bewegung.	60	l
$\frac{n}{8}$	4	—	Wechselnder Glanz.	Tier meist starr, selten Bewegung.	45	l
$\frac{n}{16}$	3	—	Glanz schwächer..	Wechsel zwischen Starre und Bewegung.	30	l
$\frac{n}{32}$	3	—	Glanz schwach.	Putzen der Stigmen.	30	l
$\frac{n}{64}$	3	—	"	Mandibelbewegung.	120	l

Zum Unterschiede von *Culex* konnte bei *Anopheles*-Larven keine Abgabe von Gasblasen konstatiert werden. Hier äußerte sich der verschieden starke Einfluß der Konzentrationen nur in wechselndem Glanz der Stigmen. Ich glaube diese Erscheinung auf dieselbe Weise deuten zu können, wie die Tatsache, daß *Culex*-Larven jüngeren Stadiums seltener Blasen bildeten und abgaben als die älteren. Ich führe diese Unterschiede auf eine vermehrte Hautatmung zurück, worauf ich später noch ausführlich zurückkomme. Ältere *Anopheles*-Larven besitzen, gerade so wie die jüngeren *Culex*-Larven, eine zarte Körperwandung, so daß ein Gasaustausch zwischen Körpersubstanz und Wasser sehr viel eher möglich ist, als z. B. bei der starkwandigen *Theobaldia* oder einer *Culex*-Larve älteren Stadiums. Daß sich aber auch bei *Anopheles*-Larven die Wirkung

XVIII. Tabelle. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$.

Kon- zentration		Std.	Min.
2n	das Tier stirbt nach	—	45
n	"	—	45
$\frac{n}{2}$	"	1	30
$\frac{n}{4}$	"	3	30
$\frac{n}{8}$	"	5	—
$\frac{n}{16}$	"	9	—
$\frac{n}{32}$	"	15	—
$\frac{n}{64}$	"	22	15

XIX. Tabelle. KNO_3 .

Kon- zentration		Tage	Std.	Min.
n	das Tier stirbt nach	—	—	30
$\frac{n}{2}$	"	—	—	30
$\frac{n}{4}$	"	—	—	30
$\frac{n}{8}$	"	—	1	8
$\frac{n}{16}$	"	—	12	—
$\frac{n}{32}$	"	—	12	—
$\frac{n}{64}$	"	—	19	30
$\frac{n}{128}$	"	2	—	—
$\frac{n}{256}$	"	2	—	—
$\frac{n}{512}$	"	2	12	—
$\frac{n}{1024}$	"	3	—	—
$\frac{n}{2048}$	"	3	—	—
$\frac{n}{4096}$	"	4	—	—

der Salze in einer starken Gasentwicklung zeigt, lassen die Stigmen deutlich erkennen, die je nach der Stärke der Konzentration mehr oder weniger stark gefüllt sind. Ebenso wie bei *Culex* war auch hier das Auftreten stärkeren Glanzes an mehr oder weniger lebhaft Bewegungen, die vorher erfolgten geknüpft. Hungertiere reagierten lebhafter.

Der Eintritt der Lethargie hängt ebensowenig mit dem Auftreten starken Glanzes zusammen als die Blasenabgabe bei *Culex*.

Sehr charakteristisch und viel deutlicher als bei *Culex* traten bei diesen Versuchen mit *Anopheles* die Starrezustände in Erscheinung. Die Tiere waren im Apparat oft so lange Zeit völlig bewegungslos, daß ich sie anfangs in diesem Zustand für tot hielt, bis ich bemerkte, daß die starren Tiere, in Leitungswasser gebracht, sofort wieder sehr lebhaft wurden. Die gleichen Beobachtungen machte RHOUE¹⁾ (1912) an Tendipediden: „Es wird eine völlige Starre der Körpermuskulatur hervorgerufen. In welcher Weise sie aber zustande kommt und worauf die ganzen physiologischen Erscheinungen beruhen, konnte bisher nicht festgestellt werden.“

Es muß sich bei diesem Unterschied zu den *Culex*-Larven um eine stärkere Beeinflussung der Muskulatur bzw. des Nervensystems handeln, was wohl darauf zurückzuführen sein könnte, daß die Salze durch die verhältnismäßig sehr dünne Körperwand der *Anopheles*-Larven besser einzudringen vermögen, als das bei *Culex*-Larven, selbst bei denen jüngsten Stadiums, der Fall ist.

Mit diesen Beobachtungen im Zusammenhang steht die stärkere Beeinflussung der Lebensdauer bzw. Weiterentwicklung der *Anopheles*-Larven in und nach der Submersion. *Culex*-Larven lebten bei der Submersion in Salzen stärkster Wirkung in Konzentrationen von n bis $\frac{n}{16}$ durchschnittlich 20—30 Min., von $\frac{n}{16}$ bis $\frac{n}{128}$ 60 Min. Bei *Anopheles*-Larven betrug die durchschnittliche Versuchsdauer z. B. bei KNO_3 in allen Konzentrationen von n bis $\frac{n}{4096}$ nur 30 Min. Puppen- und Imagobildung fand nie statt.

1) Vgl. p. 29.

V. Einfluß der Neutralsalze auf die Körperkolloide, speziell die CO₂-Bildung.

Fragen wir nun nach einer Erklärung der in den vorhergehenden Kapiteln beschriebenen Erscheinungen der Gasblasenbildung und -Abgabe und deren Zusammenhänge mit dem Gehalt des Submersionsmediums an Neutralsalzen, so werden wir mitten hineingeführt in das Problem der Atmungsvorgänge bei den Insekten, speziell bei den im Wasser lebenden aber atmosphärische Luft atmenden Formen. A. KOCH (1919) und M. GOFFERJE (1918) haben in ihren Arbeiten klarzulegen versucht, daß es sich bei der Abgabe von Gasblasen nur um verbrauchte Atemluft, d. h. letzten Endes Kohlensäure handeln kann, eventuell durchmischt mit Teilen des ursprünglich aus der atmosphärischen Luft in das Tracheensystem aufgenommenen Stickstoffes.

Den Weg, der vermutlich zur Klarstellung der Zusammenhänge führen wird, hat M. GOFFERJE (1919) dadurch charakterisiert, daß sie auf folgende Ausführungen BOTTAZZI's (1911)¹⁾ hingewiesen hat: „Zur Erhaltung des physiologischen Gleichgewichtes trägt vor allem eine flüchtige Säure bei, die Kohlensäure, deren Erzeugung und Ausscheidung der Organismus mit außerordentlicher Feinheit regulieren kann. Wir können diese feinen Reaktionen, an denen besonders die Eiweißkörper beteiligt sind, nicht definieren.“ Diese im Jahre 1911 veröffentlichten Ausführungen haben in ihrem ersten Teile zweifellos auch heute noch volle Gültigkeit, in ihrer zweiten Hälfte auch noch insofern, als den Eiweißkörpern die hervorragende Rolle im Stoffwechselgetriebe zugeschrieben wird; hingegen bieten die gewaltigen Fortschritte, die gerade in den allerletzten Jahren auf kolloidchemischem Gebiete erzielt worden sind, uns heute die Möglichkeit, eine Erklärung dieser „feinen Reaktionen, an denen besonders die Eiweißkörper beteiligt sind“, wenigstens zu versuchen.

Weil einerseits in den Submersionsversuchen eine CO₂-Abgabe so besonders stark unter Einwirkung der angewandten Neutralsalze auftritt, und weil andererseits CO₂-Bildung und Eiweißreaktionen in engster Beziehung stehen, so muß es sich bei meinen Versuchen um eine ganz bestimmte Beeinflussung der Eiweißkörper der Larven durch die Neutralsalze handeln.

1) Vgl. WINTERSTEIN, p. 208.

Die Tatsache, daß die im Medium vorhandenen Salze nicht nur osmotische Wirkungen auf den Tierkörper ausüben, sondern daß die Ionen auch in denselben eindringen und Reaktionen mit den Körperkolloiden eingehen, steht heute zweifellos fest. Hingegen ist die Frage, wie man sich das Eindringen der Ionen zu erklären hat, noch keineswegs endgültig geklärt. Es erhebt sich da sofort die schwierige Frage, ob man berechtigt ist, ganz allgemein Zellmembranen im kolloidchemischen Sinne anzunehmen oder nicht. Ich verweise in diesem Zusammenhang auf die Theorie von MOORE (1911) und ROAF (1911), die keine Zellmembran gelten lassen will und auf die Ansicht HÖBERS, der im Gegensatz dazu „Membranen“ annimmt. HÖBER (1911) selbst gibt an, daß sich zwei Hauptmöglichkeiten für eine generelle Auffassung des Stoffaustausches darbieten. Entweder wird von der Zelloberfläche aus der Stoff chemisch so verändert, daß er durchtreten kann (also daß ein lipoidunlöslicher Stoff lipoidlöslich gemacht wird), oder die Zelloberfläche selbst wird vom Plasmainnern her temporär so verändert, daß sie für mehr Stoffe als gewöhnlich durchgängig gemacht wird.

MOORE (l. c.) und ROAF (l. c.) dagegen fassen die Zelle als ein Klümpchen Protoplasmas auf, das mit den in der perizellularen Flüssigkeit sich anhäufenden Ionen Verbindungen von der Natur der Adsorbate eingeht.

Im Widerspruch mit den beiden hier angegebenen Theorien steht die Ansicht, die A. KOEHLER (1918) zu Beginn ihrer eingangs zitierten Arbeit vertritt. Sie geht von der Voraussetzung aus, daß durch die im Medium vorhandenen Salzionen nur eine Beeinflussung der Membrankolloide der Colpoden möglich sei, daß also mit einem Eindringen der Ionen in den Zellkörper nicht gerechnet werden könne. Wie sich aus der weiteren Diskussion des Problems ergeben wird, haben meine Versuche mich zu dem Schlusse geführt, daß ein Eindringen der Salze in das Zellinnere bestimmt anzunehmen ist, und es ist interessant festzustellen, daß A. KOEHLER (1918) am Schlusse ihrer Arbeit ebenfalls zu dieser ihren ursprünglichen Voraussetzungen entgegenstehenden Ansicht gelangt. Es sei noch darauf hingewiesen, daß auch LOEB (1912) und TSCHERMAK (1916) eine direkte Einwanderung der Ionen in die Zellen annehmen.

Über die Wirkung, die die Ionen im Innern der Zellen auf die Eiweißkolloide ausüben, sind nun ebenfalls wieder die verschiedensten Ansichten laut geworden. W. OSTWALD (1904) nimmt

als Ursache der Wirkung der Salze an, daß es sich um einen Koagulationsvorgang handle, der bei Verdünnung oder Konzentrationserhöhung der im Sol vorhandenen Elektrolyte auftreten kann; denn die Ausflockung hat als elektrische Erscheinung zu gelten, die durch Elektrolyte (ebenso wie durch Kolloide mit entgegengesetzter elektrischer Ladung, sowie durch ultraviolette und Röntgenstrahlen) bewirkt wird (vgl. BECHHOLD, 1912, p. 89).

Im großen ganzen ist die Giftwirkung der Neutralsalze reversibler Natur, die nach den Forschungen OSTWALDS auf einer Adsorption der Salze durch die Organkolloide beruht und sich auf jeden Fall nicht (oder höchstens zum kleinsten Teil) durch osmotische Vorgänge erklären läßt: „denn dann dürfte nicht die reine NaCl-Lösung so bedeutend giftiger sein, als ihre Kombination mit den übrigen Salzen des Seewassers. Es müßte ferner das Hinzufügen der übrigen Salze diese Giftigkeit steigern und zwar im Verhältnis ihrer relativen Konzentration — eine Forderung, die keineswegs bestätigt wird.“

Auf Grund der Ergebnisse ihrer Zuchtversuche mit *Culex*-Larven in Salzwasser kommt auch M. GOFFERJE (1918) zu dem Schluß, daß die Annahme einer rein osmotischen Wirkung der Salze abzulehnen ist, und ebenso führen v. FRANKENBERG (1915) und A. KOCH (1919) das Verhalten der Tracheenblasen von *Corethra*- bzw. *Mochlonyx*-Larven auf kolloidchemische Wirkungen der Blasenwand mit den Neutralsalzionen zurück. Auch aus meinen Versuchen ergab sich, daß die Tiere nicht immer in den stärksten Konzentrationen am schnellsten starben, was der Fall hätte sein müssen, wenn der Tod allein infolge Wasserentziehung durch den Salzgehalt des Mediums erfolgt wäre. PAUL BERT (1905) bestätigt ebenfalls diese Anschauung über die Salzwirkung. Er betont, daß die Giftigkeit hypertotonischer Lösungen nicht direkt proportional ihrer Konzentration ist, sondern daß es eine kritische Konzentration der Außenlösung gibt, bei der die vorher kaum nachweisbaren Giftwirkungen einen außerordentlich schnellen Zuwachs erfahren.

LOEB (1912) ist derselben Ansicht und betont die Möglichkeit, daß sich die relative Giftigkeit verschiedener Ionen mit der Konzentration verschiebt und zwar deshalb, weil die Salze in erster Linie die Natur und Durchlässigkeit der Oberflächenlamelle der Zellen bestimmen. LOEB (1912) sowohl wie ROBERTSON (1912) und MOORE (1912) denken sich den Verlauf der Ionenwirkung so, daß das Eiweiß mit der umspülenden Salzlösung „Inneneiweißverbindungen“ eingeht, und zwar auch in nicht stöchiometrischer Form, z. B. mit Molekeln.

MOORE (1912) bezeichnet diese Wechselwirkung zwischen Eiweiß und Ionen als „eine Störung des Gleichgewichtes“ im physiologischen Sinne. Alle eben genannten Forscher sind der Ansicht, daß eine bestimmte Minimalzeit für das Eindringen der Salze in den Tierkörper, in unserem Falle durch die Chitinhaut hindurch, erforderlich ist. Auch bei meinen Versuchen zeigte sich, daß eine bestimmte Zeitdauer vergangen sein mußte, ehe der Einfluß der Salze sich bemerkbar machte.

Zur Beurteilung der Wirkungsweise der Ionen auf die Eiweißkörper sei nun darauf hingewiesen, daß nach den neueren Ansichten von PAULY (1912), BECHHOLD (l. c.), TSCHERMAK (1916) u. A. sämtliche Eiweißkörper amphotere Elektrolyte sind, d. h. Stoffe, die die Fähigkeit haben, H- und OH-Ionen abzuspalten¹⁾, „d. h. sie besitzen gleichzeitig den Charakter von schwachen Säuren und Basen, wobei der Säurecharakter mehr oder weniger überwiegt“ (BECHHOLD, 1912, p. 155).

In Protoplasma und Körperflüssigkeiten, in denen Eiweiß stets zusammen mit Salzen vorkommt, zeigt jenes „stets nachweisbare elektrische Ladung und zwar meist negativer Art“ (TSCHERMAK, 1916, p. 139).

Wenn sich also ein solches Eiweiß-Kolloid in einer Lösung von dissoziierten Salzen befindet, so lagern sich die Kationen an das negative Eiweißmolekül an, bilden mit ihm eine Appositionsverbindung und entladen es. Dabei wird es gefällt. Unter Umständen kann auch eine derartig zahlreiche Menge von Kationen die Appositionsverbindung mit dem Eiweiß eingehen, daß nicht nur eine Entladung, sondern sogar eine Umladung der Eiweißmolekel erfolgt.²⁾ TSCHERMAK (l. c.) denkt sich diesen Vorgang ganz ähnlich. Die biologische Rolle der Salze bzw. der Elektrolyten, und zwar sowohl der äußeren oder der Benetzungionen als auch der Binnenelektrolyte, besteht nach seiner Meinung in der Wechselwirkung mit den Kolloiden, besonders den Eiweißstoffen des Plasma. BAUMANN (1910) äußert sich in der Weise darüber, daß er annimmt, daß die quellungsfähigen Kolloide infolge ihrer negativen elektrischen Ladung nur Salze, die positiv geladenen Eiweißkörper nur Basen eindiffundieren lassen, dagegen die Säuren

1) Vgl. „Übersicht der Ionenbildung aus Eiweiß, Salzeiweiß und Eiweißsalzen“ bei TSCHERMAK (1916, p. 142).

2) Vgl. BAUMANN, 1910.

abstoßen; ebenso wie umgekehrt in Blutkörperchen nur Säuren eindiffundieren und Basen zurückgestoßen werden.

HARDY¹⁾ untersuchte ein negatives Kolloid auf sein Verhalten gegen verschiedene Säuren und zwar mit folgendem Ergebnis:

HNO₃ braucht zur Ausfällung eines Eiweißkörpers eine Konzentration von 0,00385 Mol., HCl von 0,00385 Mol. und H₂SO₄ von 0,00435 Mol. Alle Säuren, die gerade eine Fällung bewirkten, hatten ungefähr die gleiche spezifische Leitfähigkeit und die Fällung ist deshalb auf die gleiche Ionenkonzentration zurückzuführen: Je stärker die Säure ist, die sich von der Base trennt, je mehr freie H-Ionen sie enthält, um so stärker ist der Zug, den sie auf die absorbierte Base ausübt, um sie wieder in Lösung zu bringen. Je verdünnter die Salzlösungen werden, um so mehr müssen die Unterschiede schwinden. Mit dieser Ansicht stehen meine Versuchsergebnisse insofern in Einklang, als in den schwächeren Konzentrationen niemals Blasenabgabe zu beobachten war; denn in diesen Fällen wurden nur derartig geringe Säuremengen aus den Salzlösungen frei, daß sie nicht zur sichtbaren Wirkung gelangen konnten.

Auch die Tatsache, daß Kolloide sich unter Umständen nicht wie Kristalloide verhalten, sondern wie BECHHOLD (p. 76) sich ausdrückt, ein „eigenartiges Individuum“ darstellen, dem eventuell eine Art Anpassung an veränderte Milieubedingung möglich sein kann, fand ich darin bestätigt, daß Tiere, die mehrmals nacheinander in derselben Lösung submergiert wurden, beim 2. Mal schwächer und beim 3. Mal kaum noch auf das Salz reagierten.

Wenn das Kation mit dem Eiweißkörper eine Verbindung eingeht und ihn entladet, bzw. umladet, wird das Anion, z. B. NO₃, frei und bildet mit den anwesenden H-Ionen Säuren, die stark dissoziieren. Es werden dabei anderen Verbindungen noch H-Ionen entzogen; die Folge ist eine bedeutende Erhöhung der H-Ionen-Konzentration. MICHAELIS (l. c.) hat dies an folgendem praktischen Beispiel ausgerechnet: Blut hat nach ihm eine H-Ionen-Konzentration

$$[H^+] = 3 \cdot 10^{-7} \cdot \frac{0,01}{0,12} = 0,25 \cdot 10^{-7}.$$

Darin ist

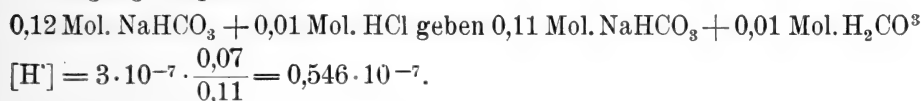
$$3 \cdot 10^{-7} = \text{Dissoziationskonstante der CO}_2.$$

Im Blute finden sich pro Liter gelöst:

0,01 Mol. CO₂ und
0,12 „ NaHCO₃.

1) Vgl. BAUMANN, 1910.

Bringt man eine Säure dazu, so wird die $[H^+]$ bedeutend erhöht. Bei Hinzusetzung von HCl würde sich nach MICHAELIS also folgender Vorgang abspielen:



Von der $[H^+]$ der Gewebesäfte ist bis jetzt noch wenig bekannt, doch ist sie, wie MICHAELIS bereits experimentell feststellte, eine höhere als die des Blutes. Es bestände sonst auch kein Konzentrationsgefälle zwischen Gewebe und Blut.

Diese Erhöhung der H -Ionen-Konzentration ist nun für die CO_2 -Bildung im Zellularstoffwechsel von der größten Bedeutung.

TSCHERMAK (1916) schreibt darüber, daß Erhöhung der H -Ionen-Konzentration des Blutes, nicht dessen CO_2 -Spannung an sich, zur Mehrausatmung der CO_2 führte. Es handelt sich also nach seiner Meinung um die Theorie der „respiratorischen Neutralitätsregulation“, die annimmt, daß erhöhte CO_2 -Absonderung verursacht wird durch Vermehrung der H -Ionen des Blutes oder der Körperflüssigkeit. Die große biologische Bedeutung, die den H -Ionen der Körperflüssigkeit zukommt, hebt TSCHERMAK (l. c.) wiederholt hervor.¹⁾ „Die rhythmische Funktion des Atemzentrums hängt von der jeweiligen H -Ionen-Konzentration des Blutes, nicht von dessen CO_2 -Spannung an sich ab. Unter einem gewissen Minimum stellt das Zentrum seine Tätigkeit ein (Apnoe). Höhere Wertigkeit steigern dieselbe und führen durch vermehrte Ventilation und CO_2 -Abscheidung wieder zu normalen H -Werten zurück.

Das Ergebnis unserer Ausführungen, daß unter Einfluß der Neutralsalze eine vermehrte CO_2 -Bildung im Organismus eintreten muß, kann vielleicht durch folgende Betrachtung noch weitere Klärung erfahren.

Die durch Anlagerung der positiven Salzionen an die negativen Eiweißkörper frei gewordenen Säurereste reagieren mit den normalerweise im Organismus gebildeten CO_2 -Mengen, die wahrscheinlich in Form von Bikarbonaten in Lösung gehalten werden. Diese Karbonate halten unter normalen Umständen die H -Ionen-Konzentrationen konstant. Da nun HNO_3 , HCl und H_2SO_4 bedeutend

1) Vgl. p. 111 f.

stärker sind als H_2CO_3 , so wird die Kohlensäure aus ihren Verbindungen ausgetrieben; es entstehen an Stelle der Karbonatverbindungen die Nitrate, Chloride und Sulfate, die ihrerseits dissoziieren. Das Eiweiß wird durch neue eindringende Ionen wieder aufgeladen, und der Prozeß spielt sich dauernd von neuem ab.

Aus den bisherigen Ausführungen ergibt sich ohne weiteres, daß alle die genannten Vorgänge, die letzten Endes zu vermehrter CO_2 -Bildung führen, von der Zusammensetzung des Mediums in qualitativer und quantitativer Hinsicht abhängig sein müssen. Ferner sei darauf hingewiesen, daß als Versuchsobjekte lebende Organismen in Frage kommen, deren physiologischer Zustand und deren Reaktionsfähigkeit naturgemäß in den weitesten Grenzen schwanken muß. Aus dem Gesagten folgt, daß nicht in allen Salzen CO_2 -Abscheidung durch Blasen sichtbar werden konnte. Die Salze aber, in denen es zur Blasenabgabe kommt, zeigen in den verschiedenen Konzentrationen das durch die Kurven charakterisierte Verhalten. Die Tatsache, daß zur maximalen Gasblasenabgabe bestimmte Konzentrationen der Salze erforderlich sind, beweist geradezu, daß es sich bei den Gasblasen um Kohlensäure handeln muß, die, infolge der verschieden starken Salzeinwirkungen der einzelnen Konzentrationen, auch in verschieden großen Mengen gebildet wird.

Von den Forschern, die bis jetzt über die Einwirkung von Neutralsalzen auf die Eiweißkörper gearbeitet haben, sind für einzelne Gruppen von Individuen selbständige Reihen aufgestellt worden, die die abgestufte Wirkung verschiedener Salze zeigen sollen. Meine Ergebnisse decken sich, wie bereits oben erwähnt, im wesentlichen mit der Ansicht von HOFMEISTER und PAULY, die angeben, daß $\text{NO}_3 > \text{Cl} > \text{SO}_4$ wirkt. Allerdings wird diese Reihe dadurch unterbrochen, daß, wie sich am deutlichsten aus Fig. J ergibt, das Sulfat des Magnesiums eine den Nitraten in ihrer Wirkung gleichkommende Stelle einnimmt. Sieht man von dieser Ausnahmestellung des Magnesiumsulfates ab, so läßt sich die Wirkung der übrigen Salze auf das Tier nach dem Anion deutlich definieren, aber nicht nach dem Kation; denn während das Kaliumion z. B. in Verbindung mit SO_4 schwach wirkt, zeigt es in Verbindung mit Cl schon stärkere und NO_3 die stärkste Wirkung.

Der Vollständigkeit halber sei zum Schluß dieser Ausführungen auf PÜTTER's Ansichten verwiesen, der von erhöhter CO_2 -Produktion als dem generellen Erfolg völliger O_2 -Entziehung redet. Ich will

dieser Meinung nicht widersprechen. Zur Erklärung der Gasblasen-Entstehung reicht sie aber nicht aus. Es handelt sich zwar bei der Submersion nicht um einen völligen, sondern nur teilweisen O_2 -Entzug, da ja die Larven durch Hautatmung befähigt sind, eine allerdings ungenügende O_2 -Menge aus dem Wasser aufzunehmen. Wenn aber diese verminderte O_2 -Zufuhr eine derartige Überproduktion zur Folge hätte, wie sie aus der Blasenbildung zu erschließen ist, dann müßten in jedem Submersionsversuch, vor allem auch ohne Anwesenheit von Salzen Gasblasen entstehen, was den Beobachtungen widerspricht.

VI. Mechanismus der Kohlensäure-Exkretion.

Nach den Darlegungen ergibt sich somit ein klares Bild von dem Mechanismus der Kohlensäure-Exkretion bei den Culiciden-Larven und Puppen.

Da die Kohlensäure in der Körperflüssigkeit in sehr hohem Maße löslich ist, werden die im Zellularstoffwechsel gebildeten CO_2 -Mengen unter normalen Umständen wohl restlos vom Blute aufgenommen und von diesem durch Körper- und Darmwand hindurch in das Außenmedium abgeschieden, vorausgesetzt, daß die Wandung dünn genug ist und daß von Körperflüssigkeit zu Wasser ein Partialdruckgefälle für Kohlensäure besteht. Als Außenmedium hat natürlich für die Larve auch das Tracheensystem zu gelten. In dieses werden aber vom Blute aus unter normalen Umständen nur so geringe CO_2 -Mengen abgeschieden, daß sie gegenüber der CO_2 -Exkretion ins Wasser kaum in Betracht kommen. Das unterschiedliche Verhalten der Tracheenwand einerseits und der Darm und Körperwandzellen andererseits ist entweder durch die Annahme zu erklären, daß die Kohlensäure die Darm und Körperwandzellen — infolge eines großen Lösungsvermögen derselben für CO_2 — besser passieren kann als die Tracheenwand, oder aber durch die Voraussetzung, daß es sich bei der Gasdiffusion durch die Tracheenwand, wenigstens zum Teil, um sekretorische Vorgänge handelt, wobei durch die Wirkung der lebenden Tracheenwandzellen die Gasmenge und dadurch der Partialdruck des betreffenden Gases erst derartig reguliert werden muß, daß eine ausreichende Diffusion eintreten kann. Die Versuche von v. FRANKENBERG mit *Corethra* und von A. KOCH mit *Culex*- und *Mochlonyx*-Larven scheinen zugunsten der Annahme einer aktiven Stoffwechseltätigkeit der Tracheenwandzellen beim

Gasdurchtritt zu sprechen, und auch die hier vertretene Anschauung, „daß die Körperflüssigkeit (Blut) Aufnahme und Transport der beim Zellularstoffwechsel gebildeten CO_2 besorgt“ (A. KOCH, 1919, p. 488) stimmt mit der Ansicht der genannten Autoren überein.

Handelt es sich aber unter Einwirkung der in den Körper eingedrungenen Ionen von Neutralsalzen um eine Überproduktion von Kohlensäure, so ist anzunehmen, daß zunächst eine Lösung bestimmter CO_2 -Mengen in der Körperflüssigkeit stattfindet, und daß diese CO_2 auf demselben Wege nach außen gelangt wie unter normalen Bedingungen. Es ist — wenigstens für die höheren Tiere — festgestellt, daß die Kurven, die über die Gasaufnahme durch das Blut experimentell ermittelt wurden, auf typische Adsorptionerscheinungen schließen lassen: bei kleineren Gasdrucken werden relativ viel mehr Gase aufgenommen als bei höheren Drucken. Dazu kommt, — und das ist im vorliegenden Falle besonders in Betracht zu ziehen — daß durch die in der Körperflüssigkeit vorhandenen Salze die CO_2 -Aufnahme ins Blut derartig beeinflußt wird, daß die Vorgänge zu den kompliziertesten Erscheinungen der Physiologie der tierischen Atmung gehören. Wie diese Dinge im einzelnen liegen, müssen künftige Forschungen der Kolloidchemiker zeigen. In diesem Zusammenhange kommt es auf die Feststellung an, daß unter Einfluß der in den Larvenorganismus eingedrungenen Neutralsalze eine Exkretion bestimmter CO_2 -Mengen in gasförmigem Zustand erfolgt, eine Erscheinung, die nach dem Gesagten sich wohl darauf zurückführen läßt, daß infolge des gegen die Norm veränderten Ionengehaltes der Zellen und der Körperflüssigkeit keine restlose Lösung der im Übermaß produzierten CO_2 möglich ist, und daß unter diesen Bedingungen (ob ohne oder mit Beteiligung des lebenden Gewebes ist in diesem Falle gleichgültig) die Spannung groß genug wird, damit der nicht vom Blute gelöste Teil der Kohlensäure die Tracheenwand zu durchsetzen vermag und so als Gas in die sich überall zwischen den Zellen verzweigenden Endäste der Tracheen gelangt. Der Gasstrom kommt durch die Hauptleitungsbahnen nach den Tracheenverästelungen in der Haut, am Darm, in den Kiemen und schließlich auch zu dem abdominalen Stigma. An allen diesen Stellen findet eine CO_2 -Exkretion ins Medium statt, letzten Endes also infolge Ansammlung großer CO_2 -Mengen im Tracheensystem eine „Bildung“ und schließlich „Abgabe“ von CO_2 -Blasen durch das Stigma. Handelt es sich allein um „Bildung“ von Blasen, die allmählich wieder kleiner werden, so ist anzunehmen,

daß eine Lösung der am Stigma haftenden CO_2 -Blase durch das Medium erfolgt. Läßt sich nur ein „Aufblitzen“ von Gasblasen beobachten, so kann das allein als Beweis dafür gelten, daß das Tracheensystem völlig mit Gas gefüllt ist und daß deshalb bei Körperkontraktionen — infolge des leicht zu öffnenden Stigmenverschlusses — sekundenlang das Gas sichtbar wird. In allen diesen Fällen kommt somit eine Speicherung und Exkretion der im Übermaß gebildeten CO_2 durch das Tracheensystem in Betracht.

DEEGENER (1913) erwähnt auch bereits die Möglichkeit einer CO_2 -Exkretion durch das Tracheensystem neben der durch das Blut. Der Autor denkt dabei an eine nachträgliche Abscheidung der bereits im Blute gelösten CO_2 in „stärkere periphere Tracheen“, während ich — im Gegensatz dazu und aus oben angeführten Gründen — annehmen möchte, daß die im Überschuß gebildete CO_2 direkt in das Tracheensystem abgeschieden wird im Sinne von R. HERTWIG (s. A. KOCH: 2. Theorie über den Gasaustausch bei der Tracheenatmung), der eine Mitwirkung des Blutes so gut wie ganz auszuschalten versucht.

Alle Culiciden-Larven lassen sich in bezug auf ihre CO_2 -Exkretion in dieses allgemeine Schema in verschiedener Weise einordnen, und zwar auf Grund der unterschiedlichen Stärke und Durchlässigkeit ihrer Körperwand.

Anopheles-Larven geben in Salzwasser keine Blasen ab, sondern zeigen nur starken Glanz der Stigmen. Es ist daraus zu schließen, daß das Übermaß an Kohlensäure — wie oben erwähnt — im Tracheensystem gespeichert wird. Eine Gasblasenbildung und Abgabe erfolgt nicht. Die Körperwand muß deshalb in so hohem Grade für CO_2 durchlässig sein, daß fast die gesamte CO_2 -Menge vom Blut und den Tracheen aus durch die Körperwand und den Darm ausgeschieden werden kann. Allerdings besteht außerdem die Möglichkeit einer geringen CO_2 -Exkretion dadurch, daß eine Diffusion der CO_2 aus den offenen Stigmen ins Wasser erfolgt.

Culex-Larven zeigen — besonders in älteren Stadien — im Salzwasser Gasblasenbildung und -Abgabe, aber nicht in salzfreiem und CO_2 -reichem Wasser. Daraus ist zu schließen, daß die Haut nur in sehr beschränktem Maße für CO_2 durchlässig ist. Normalerweise muß die Darmatmung¹⁾ zur CO_2 -Exkretion ausreichen, bei

1) Bei *Culex*-Larven ist somit der Darmatmung eine größere Bedeutung beizumessen, als A. KOCH ursprünglich anzunehmen geneigt war.

Überproduktion erfolgt Ausscheidung der erhöhten CO_2 -Mengen durch das Stigma. Bei jüngeren *Culex*-Larven ist die Haut leichter für CO_2 passierbar; folglich geben die Larven auf diesen Stadien erheblich weniger Gasblasen ab als ältere Tiere. Sie nehmen eine Mittelstellung zwischen *Anopheles*-Larven aller Stadien und älteren *Culex*- und *Theobaldia*-Larven ein.

Da kein Grund vorliegt zu der Annahme, daß unter normalen Umständen, nicht Submersionsbedingungen, die CO_2 -Exkretion auf andere Weise erfolgen sollte, als das hier angegeben wurde, so müssen diese Ausführungen, die den Mechanismus der Kohlensäureausscheidung zu erklären versuchen, für die Culiciden-Larven unter allen Lebensbedingungen Gültigkeit haben, vorausgesetzt, daß die Tiere nicht unmittelbar vor einer Häutung stehen; denn in diesem Falle wird auch unter normalen Bedingungen wohl stets ein Teil der Kohlensäure durch das Stigma entfernt.

Culex-Puppen verhalten sich ähnlich wie *Anopheles*-Larven: sie geben in Salzwasser keine Gasblasen ab, hingegen zeigen sie in stark CO_2 -haltigem Medium Blasenbildung und Abgabe. Die Körperwand muß also CO_2 -durchlässig sein. Ob bei Puppen überhaupt die Salze in demselben Maße zur Wirkung gelangen können wie bei den Larven, erscheint fraglich, da ihnen der Darm zur Resorption der Ionen fehlt.

VII. Zusammenfassung.

Im Anschluß an die Arbeiten von A. KOCH (1919) und M. GOFFERJE (l. c.) über die Funktion des Tracheensystems bei Culiciden-Larven wurden weitere Versuche über die Einwirkung von Neutralsalzen (der Nitrate, Chloride und Sulfate des Na, K, Ca und Mg) auf den Atemmechanismus angestellt. Als Versuchstiere dienten *Culex pipiens* L., *Theobaldia annulata* SCH., *Anopheles maculipennis* MEIG. Von den ersteren konnten noch Ende Dezember frisch ausgeschlüpfte Larven gefangen werden, was als Beweis dafür gelten kann, daß unter Umständen die Tiere als Larven zu überwintern vermögen.

Den Submersionsversuchen mit *Culex*-Puppen gingen Versuche voraus, bei denen Puppen in offene Standzylinder mit Salzlösungen gebracht wurden. Als Einfluß der Salze bei ungehindertem Luftzutritt ergab sich im Vergleich zu den Kontrollversuchen mit Larven eine weit größere Sterblichkeit der letzteren (25 : 80 %), was darauf

zurückzuführen ist, daß die Larven das Salzwasser per os und per anum aufnehmen können, während bei den Puppen nur die Haut dafür in Frage kommt. Alle angewandten Salzkonzentrationen (n bis $\frac{n}{32}$) haben deshalb für die Puppen als indifferente Lösungen zu gelten.

Bei den Versuchen, bei denen *Culex*-Puppen in Leitungswasser von normalem Gasgehalt, in Aq. dest. mit starkem CO₂- oder O₂-Gehalt und in Lösungen von Neutralsalzen submergiert wurden, zeigte sich zunächst, daß das Alter der Tiere ohne Einfluß auf die Submersionsdauer ist. In Leitungswasser von normalem Gasgehalt war die Lebensdauer abhängig von der Länge der Submersionsröhre bei gleichem Durchmesser. Es ergab sich eine Submersionszeit von 80 Minuten bei einer Röhre von 60 cm Länge und von 32 Minuten bei einer Rohrlänge von 40 cm. Aus den Versuchen geht die Abhängigkeit der Puppen von der Menge des im Submersionsmedium gelösten Sauerstoffes und damit die Tatsache der Hautatmung einwandfrei hervor. Trotz dieser Hautatmung starben die Puppen bei der Submersion eher als die Larven, da den Puppen einmal die Möglichkeit der Darmatmung fehlt und ihnen außerdem ein starkes O₂-Bedürfnis zukommt, das (nach WEINLAND 1910) mit dem Fettabbau während der Puppenzeit in Zusammenhang stehen mag. Unter Einfluß von stark CO₂-haltigem Wasser (über 800 mg pro Liter) erscheinen an der Spitze der Atemhörnchen Gasblasen, die allmählich vom Medium resorbiert werden. In dieser Hinsicht verhalten sich die Puppen anders als die Larven, bei denen A. KOCH (1919) unter denselben Voraussetzungen keine Gasblasenbildungen konstatieren konnte. Die Puppe muß deswegen eine bedeutend durchlässigere Körperwand als die Larve besitzen. Bei Verwendung von Salzwasser als Submersionsmedium traten keine Gasblasen in Erscheinung, trotzdem mit einem Eindringen der Ionen in den Organismus gerechnet werden mußte, da die Lebensdauer in Salzlösungen gegenüber der in Leitungswasser merklich herabgesetzt war.

Infolge der unter der Puppenhaut vorhandenen Gasmenge sind die Tiere (im Gegensatz zu den meisten Larven) stets überkompensiert. Die Atemhörnchen wirken als Schwimmglocken, entsprechend der Atemröhre der Larve.

Mit Larven wurden Submersionsversuche in Salzwasser angestellt. Der deutlichste Einfluß der Salze zeigte sich bei *Culex* und *Theobaldia* in der Bildung und Abgabe der Gasblasen, deren Zahl mit der Zusammensetzung und Konzentration des Mediums wechselte. Die

stärkste Wirkung übten die Nitrate aus, dann folgten die Chloride und schließlich die Sulfate (allerdings nahm Magnesiumsulfat eine abweichende Stellung ein, da es sich im wesentlichen ebenso verhielt wie die Nitrate). Aus den Figg. B u. C ergibt sich, daß nicht gerade die „tödlich“ wirkenden Konzentrationen eine Gasblasenabgabe bedingen, sondern, daß — im Gegenteil — der stärkste Einfluß von weit schwächeren Konzentrationen ausgeübt wird.

Anopheles-Larven zeigten in denselben Salzlösungen keine Gasblasenbildung und -Abgabe, sondern nur einen wechselnden Glanz der Stigmen (als Folge des verschiedenen Gasgehaltes des Tracheensystems).

Eine Erklärung der Gasblasenentstehung ergibt sich aus der Überlegung, daß es sich bei den Blasen nur um verbrauchte Luft, d. h. letzten Endes CO_2 handeln muß, eventuell durchmischt mit Teilen des ursprünglich aus der atmosphärischen Luft in das Tracheensystem aufgenommenen Stickstoffes. Die Kohlensäuremengen, die für die Gasblasenentstehung verantwortlich zu machen sind, bilden sich unter dem Einfluß der in den Organismus eingedrungenen Ionen der Neutralsalze auf die Eiweißkörper der lebenden Substanz. Nach dem heutigen Stande der kolloidchemischen Forschung sind die Eiweißkörper z. T. als negativ geladene Molekeln anzusehen. Die Gegenwart dissoziierter Neutralsalze gestattet eine Anlagerung der Kationen an die Eiweißmolekel unter Freiwerden der entsprechenden Anionen, die mit dem H des Dispersionsmittels zusammen starke Säuren bilden. Diese verdrängen die Kohlensäure aus den im Blut vorhandenen Karbonatverbindungen, was eine Vermehrung der freien Kohlensäure bedeutet.

Der Typus, nach dem die Kohlensäureabscheidung vor sich geht, ist bei den Culiciden-Larven äußerst wechselnd. Eine Erklärung ergibt sich nur durch die Annahme (die allerdings durch morphologische Tatsachen gestützt wird), daß sich nicht nur die verschiedenen Culiciden-Larven durch die Gasdurchlässigkeit ihrer Körperwand unterscheiden, sondern, daß (bei *Culex* und *Theobaldia*) auch die einzelnen Stadien selbst eine verschieden starke Larvenhaut besitzen. Man kann im Hinblick auf die abnehmende Gasdurchlässigkeit der Körperwand folgende Reihe aufstellen: *Anopheles*-Larven, junge *Culex*- und *Theobaldia*-Larven, ältere *Culex*- und *Theobaldia*-Stadien. In dem Maße, wie bei stärker werdender Körperwand die Hautatmung erschwert wird, muß die CO_2 -Exkretion in der Hauptsache durch Kiemen-, Darm-, und Stigmenatmung er-

folgen. Zur Ausscheidung normaler CO_2 -Mengen genügen wohl in allen Fällen (falls die Larve nicht unmittelbar vor einer Häutung steht) Haut, Kiemen und Darm. Kommen aber — unter Einfluß der Neutralsalze — anormal große Kohlensäuremengen in Frage, so ist eine dünne Körperwand, wie bei *Anopheles*-Larven, nötig, wenn durch dieselbe die Exkretion der gesamten CO_2 erfolgen soll; sonst muß eine Exkretion durch das Stigma vor sich gehen (neben Darm- und Kiemenatmung), wie das bei älteren *Culex*- und *Theobaldia*-Stadien zu beobachten ist.

Culex-Puppen verhalten sich in bezug auf die CO_2 -Ausscheidung wie *Anopheles*-Larven.

Literaturverzeichnis.

1904. HENNEGUY, F., Les Insectes, Paris.
1904. OSTWALD, W., Über Beziehungen zwischen Adsorption und Giftigkeit von Salzen für Süßwassertiere, in: Arch. Ges. Physiol., Vol. 120.
1905. —, Versuche über Giftigkeit des Seewassers für Süßwassertiere, in: PFLÜGER's Arch.
1910. BAUMANN, A., Untersuchungen über Humussäuren, in: Mitteil. bayr. Moorkulturanstalt, Heft 4, Stuttgart.
1910. WEINLAND, E., Stoffwechsel der Wirbellosen, in: Handb. Biochemie, Vol. 4, 2. Hälfte, Jena.
1910. DEGENER, P., Wesen und Bedeutung der Metamorphose bei den Insekten, Leipzig.
1910. LAMPERT, K., Das Leben der Binnengewässer, Leipzig.
1911. BOTAZZI, FIL., Das Cytoplasma und die Körpersäfte, in: WINTERSTEIN, Handb. vergl. Physiol., Vol. 1, 1. Hälfte.
1911. SÖRRENSSEN, S., Über Messung und Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration bei biologischen Prozessen, in: ASCHER-SPIRO, Ergebn. Physiol., Wiesbaden.
1911. HOPPE, J., Die Atmung von *Notonecta glauca*, Inaug.-Diss., Greifswald.
1911. PÜTTER, A., Vergleichende Physiologie, Jena.
- 1912—1914. BABÁK, E., Die Mechanik und Innervation der Atmung, in: WINTERSTEIN, Handb. vergl. Physiol., Vol. 1, 2. Hälfte.
1912. BECHHOLD, P., Kolloide in Biologie und Medizin, Dresden.

- 534 CHRISTA KREISEL, Einfluß von Sauerstoff, Kohlensäure usw. auf Culicidenlarven.
1912. RHODE, C., Über Tendipediden und deren Beziehung zum Chemismus des Wassers, in: Deutsch. entomol. Ztschr.
1912. LOEB, F., Abhängigkeit der relativen Giftigkeit von Na und Ca vom Anion, in: Ztschr. Biochemie, Berlin.
1913. DEEGENER, P., Respirationsorgane, in: SCHRÖDER, Handb. Entomol., Vol. 1, Kap. 5.
1913. SCHNEIDER, P., Beitrag zur Kenntnis der Culiciden in der Umgebung von Bonn, in: Verh. naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., Jg. 70.
1914. HIRSCH, E., Untersuchungen über biol. Wirkungen einiger Salze, in: Zool. Jahrb., Vol. 34.
1916. STEMPPELL, W. und A. KOCH, Elemente der Tierphysiologie, Jena.
1916. v. TSCHERMAK, A., Allgemeine Physiologie, Berlin.
1918. GOFFERJE, M., Die Wirkung verschiedener Salze auf Larven von *Culex pipiens* L., in: Mitteil. zool. Inst. Wilhelms-Univ. Münster, Heft 1.
1918. KOCH, A., Zur Atmungsphysiologie von *Culex pipiens* L., *ibid.*
1918. —, Zur Physiologie des Tracheensystems der Larven von *Mochlonyx* Lw., *ibid.*
1919. —, Messende Untersuchungen über den Einfluß von O₂ und CO₂ auf *Culex*-Larven, in: Zool. Jahrb., Vol. 37, Physiol.
1919. KOEHLER, A., Antagonistische Wirkungen von Salzlösungen dargestellt durch eine verschiedene Einwirkung der letzteren auf die beweglichen Zellen, in: Ztschr. allg. Phys., Jena.
1919. WILHELMI, P., Über die Bekämpfung der Muscidenbrut mit Alkalisalzen, in: Mitteil. Landesanst. Wasserhygiene, Berlin-Dahlem.
1919. EICHWALD, F. u. A. FODOR, Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie, Berlin.
1920. KOCH, A., Züchtungen und Submersion von Culicidenlarven in Wasser von verschiedenem Salzgehalt, in: Zool. Anz., Vol. 50, 1, No. 4—5.

Nachtrag bei der Korrektur.

1921. KOCH, A., Die Atmung der Culicidenlarven, in: Mitt. zool. Inst. Wilhelms-Univ. Münster, Heft 3.
1921. KREISEL, CHR., Über den Einfluß von Sauerstoff, Kohlensäure und Neutralsalzen auf Culiciden-Larven und -Puppen, *ibid.*
1922. GOFFERJE, Über den Einfluß verschiedener Salze auf die Entwicklungsdauer von *Culex pipiens* L. und auf das Verhalten der *Culex*-Larven während der Submersion, in: Zool. Jahrb., Vol. 39, Physiol.
-

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Untersuchungen über die Lunge und die Atmung der Spinnen.

Von

Simon Weiß.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

- I. Einleitung.
- II. Untersuchungen an lebenden Tieren.
- III. Präparation der Spinnenlunge.
- IV. Histologische Untersuchungen.
- V. Wirkung der Muskeln auf die Atmung (schematisiert).
- VI. Zusammenfassung.
- Literaturverzeichnis.

I. Einleitung.

Während man bei den Insekten Atembewegungen sicher nachweisen konnte, ist dies bei den Spinnen nicht gelungen. Es begegnen uns daher in der Literatur die verschiedensten Anschauungen über den Vorgang des Gaswechsels in den Tracheenlungen. Fast immer jedoch wird die Vermutung ausgesprochen, daß Muskelkräfte die Erneuerung der Luft besorgen müssen. Daher soll in dieser Arbeit versucht werden, folgende Fragen zu beantworten:

1. Sind am lebenden Tier Atembewegungen bemerkbar?
2. Treten am Atmungsorgan elastische Fasern und Muskelgewebe auf?

II. Untersuchungen an lebenden Tieren.

Die Untersuchung befaßt sich mit zwei Vertretern der Arachniden, mit *Epeira diadema* und *Tegeneria domestica*. Diese beiden Arten besitzen ein Paar Tracheenlungen, die an der Basis des Abdomens und zwar im proximalen Drittel, zu beiden Seiten des Genitalsegmentes liegen. Die äußere Decke bildet eine unbehaarte Chitinplatte von der Form eines Dreieckes mit abgerundeten Ecken. Darunter liegt der Lungsack, welcher das Organ umschließt. An der Grundlinie dieses Dreieckes befindet sich ein längliches Stigma, das in seiner Gestalt an einen leichtgeöffneten Mund erinnert. Die vordere Lippe ist eine starre Chitinleiste und zeigt eine an dem äußeren Winkel gelegene, rötlich gefärbte Vorwölbung, während die hintere Lippe dagegen beweglich ist und sich etwas unter die vordere schiebt.

Zur Beobachtung der Stigmenöffnungen wird die Spinne auf den Rücken gelegt und mit Plastilina auf ein Holzblöckchen gefesselt. Das Hauptaugenmerk ist hierbei auf gute Beleuchtung zu richten. Am besten ist es, das Licht entweder von hinten oder von der Seite auf die Stigmenöffnungen fallen zu lassen.

Nach WINTERSTEIN (1913) erwähnen die älteren Beobachter, wie LISTER, SWAMMERDAM, SORG, TREVIRANUS u. A. gar nichts über das Vorkommen von Atembewegungen bei Spinnen. Andere haben verschiedene Hypothesen über die Lungenventilation aufgestellt auf Grund der anatomischen Verhältnisse: so geben z. B. SIMON und LEBUT nach PLATEAU (1887) an, daß gewisse, zwischen den Wänden des Pericardialsinus und der circumpulmonären Blutsäcke liegende Muskeln die Luftbewegung in den Tracheenlungen beeinflussen, ähnlich wie andere von BLANCHARD beschriebene Muskeln bei den Scorpionen; aber nach PLATEAU dienen diese Muskeln nur zur Förderung der Zirkulation. Bei diesem Autor finde ich, daß er an *Epeira diadema*, *Tegeneria domestica* und *Meta segmentata* die gleichen Untersuchungen angestellt hat und nicht einmal mittels Projektionsvergrößerung irgendwelche Bewegungen an den Stigmen oder an der ventralen oder dorsalen Partie des Abdomens wahrnehmen konnte.

Bei meinen Beobachtungen verhielten sich die Tiere im allgemeinen ruhig, doch machten sie von Zeit zu Zeit heftige Bewegungen mit dem Abdomen, indem sie es in die Höhe zogen und wieder sinken ließen. Dabei war deutlich zu erkennen, wie die

Ventralfäche in der Mitte eine Einsenkung erfuhr. Diese Stelle ist der Fixationspunkt der Abdominalmuskulatur. Nach der Bewegung zeigten sich an den Stigmenöffnungen stets einige Schließ- und Öffnungsbewegungen. Die untere Lippe näherte sich der oberen und zog sich wieder zurück. Viel häufiger beobachtete ich das Vor- und Zurückfluten eines im auffallenden Lichte hellerschimmernden Lamellenhäutchens, das mit Sicherheit als die hintere Wand des Lungensackes angesprochen werden konnte. Die gleiche Erscheinung findet sich auch bei den Scorpioniden. J. MÜLLER beschreibt bei diesen Tieren die Vorstülpung der Haut der Lunge (von dem Rande des Stigmas entspringend) über die Öffnung, so daß diese durch ein Häutchen geschlossen erscheint. Bei wiederholten Untersuchungen war längere Zeit keine Bewegung des Lamellenhäutchens zu erkennen. Wenn man aber die Tiere durch Berührung mit dem Finger oder durch Annäherung eines mit Äther getränkten Wattepfropfens belästigte, so machten sie sehr heftige Bewegungen mit dem Abdomen, worauf auch dieses Häutchen in lebhafte Aktion trat. Nach Aufhören der Bewegungen blieb das Häutchen vorgestülpt und wurde erst nach der Befreiung des Tieres wieder ganz zurückgezogen. Bei einer anderen Beobachtung an *Epeira* zeigte sich am rechten Stigma unter der hinteren Lippe eine eigenartige Bewegung. Ein Gebilde, ähnlich einer Zunge, glitt unter dem hinteren Stigmenrand gegen die caudale Wand des Lungensackes vor und wieder zurück. Die Bewegungen wurden 5 Minuten lang beobachtet, dann waren sie wieder verschwunden; durchschnittlich zählte ich 30 in der Minute. Die Ursache dieser Bewegung konnte vielleicht das Herz sein, dessen Bewegungen sich durch die Pulsation auf die hintere Wand des Lungensackes übertrugen. Da diese Bewegung jedoch nur an einem Stigma zu sehen war, wurde diese Annahme hinfällig. Wie sich bei der Präparation der Spinnenlunge herausstellte, handelte es sich hier um einen Muskel, der unmittelbar unter der hinteren Stigmenlippe parallel zur Stigmenöffnung verläuft. Während der Beobachtung war das Stigma mit dem Häutchen verschlossen. Das Tier war bereits über eine Stunde gefesselt und mochte infolge dieser unangenehmen Lage starke Atemnot bekommen haben. Daß man die Tiere nicht in ihren natürlichen Verhältnissen beobachten kann, sondern sie fesseln und auf den Rücken legen muß, bedeutet einen ziemlichen Nachteil, der sicherlich nicht ohne Einfluß auf das Resultat der Untersuchungen ist. Ferner zeigte sich bei den Beobachtungen, daß bei jedem Tier nach Abdominal-

bewegungen am Munde eine Luftblase hervortrat, die allmählich wieder verschluckt wurde. Es lag so der Gedanke nahe, ob nicht die Lungenatmung durch Darmatmung unterstützt würde. War diese Annahme richtig, so mußten die Tiere auch bei verschlossenen Stigmen weiterleben können. Die Spinnen aber, deren Stigmen verschlossen wurden, waren nach einer Minute vollständig gelähmt und betäubt und konnten sich nach Öffnen der Stigmen nicht wieder erholen. Bemerkt sei, daß zum Verkleben der Stigmen ein säurefreier, unschädlicher Kleister verwendet wurde. Durch diesen Versuch ist einwandfrei dargetan, daß die Atmung nur durch die Lungen erfolgt. Mit gleicher Sicherheit kann man daraus auch die Folgerung ziehen, daß an den Stigmen eine Luftströmung vorhanden sein muß. Diesen Nachweis suchte bereits MENGE zu erbringen. Nach BERTKAU bemerkt er ausdrücklich, daß man weder den Aus- noch den Eintritt von Luft wahrnehmen könnte, wenn man bei lebenden Tieren den Spalt mit Wasser verschließt, und ebensowenig eine dyspnoische Bewegung bei Spinnen, die eine Zeitlang wie tot im Wasser gelegen haben und sich nun an der Luft allmählich erholen. Er zweifelt deshalb überhaupt an der „angeblichen“ Respiration. Die gleichen Versuche mit Wasser wurden von mir ebenfalls vorgenommen. Nach einigen Sekunden konnte bei zwei Tieren das Entweichen einer kleinen Luftblase aus den Stigmen beobachtet werden. Nach zwei Minuten wurden die Tiere wieder befreit und hatten sich nach einer Stunde vollständig erholt. Andere Tiere tauchte ich vollständig unter Wasser. Diese umgaben sich sofort mit einer Luftblase, die den ganzen Körper einhüllte und bei den Stigmen am größten war. Die Luft wurde wohl größtenteils mit den Körperhaaren heruntergenommen, ein Vorgang, den wir bei der im Wasser lebenden *Argyroneta* finden. Brachte man die Spinnen nach 5 Min. wieder an die Luft, so erholten sie sich sehr rasch, ein Beweis dafür, daß diese Luftblase zur Atmung verwendet wird. Nur so ist es auch erklärlich, daß diese Tiere bis zu einer Viertelstunde unter Wasser am Leben bleiben konnten. Waren die Spinnen nach dem Versuch noch bewegungsfähig, so machten sie sowohl in Ruhe, als auch beim Laufen heftige Bewegungen mit dem Abdomen. Nach einiger Zeit hörten diese wieder auf. Der Grund dieser Bewegungen ist in großer Atemnot zu suchen. In diesem Zustand verwenden die Tiere anscheinend auch die Abdominalmuskulatur zur Atmung. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß Luft in den Lungen enthalten ist und daraus auch entweicht. Ferner kann

man daraus schließen, daß bei Atmung an den Stigmen eine Luftströmung stattfinden muß. Doch ein direkter Nachweis läßt sich auf diese Weise nicht erbringen, weil die Tiere durch das Wasser zu stark belästigt werden. Es wurde daher folgender Versuch angestellt: Die Spinne wurde auf den Holzblock gefesselt und ein feines Wollhaar mit Plastilina so darauf festgeklebt, daß das freie Ende über den Stigmen zu schweben kam. Um jeden Luftzug von außen fernzuhalten, wurde eine Glasglocke über das Ganze gestülpt. Mit der Lupe konnte man nun einen deutlichen Ausschlag des Wollhaares erkennen. Die Bewegung war ziemlich schwach und unregelmäßig. Es war nicht möglich Expiration und Inspiration zu unterscheiden und eine Atemzahl festzustellen. Die Luftströmung an den Stigmen ist anscheinend so gering, daß nur ausnahmsweise kräftige Atmung einen Ausschlag herbeizuführen vermag.

Hand in Hand mit diesen Versuchen wurde die Präparation der Spinnenlunge vorgenommen. Die Spinnen wurden zuerst in Alkohol gehärtet, dann wurde der Rücken abgetragen, bis zur Lunge weiterpräpariert und diese freigelegt. Wir sehen die starke Chitinplatte des Genitalsegmentes in der Mitte und rechts und links daran befestigt die beiden ovalen, blattförmigen Lungen. Sie sind am vorderen und seitlichen Rande am dünnsten und werden gegen die Mitte hin dicker, weil die senkrecht stehenden Lungenblätter hier am längsten sind und oben und unten kürzer und schmaler werden.

III. Präparation der Spinnenlunge.

Bei dem Präparieren der dorsalen Partie der Lunge tritt uns in erster Linie die starke Thorax-Abdominalmuskulatur entgegen, die median zwischen den beiden Lungen nach rückwärts verläuft. Von dieser zweigt beiderseits in Höhe der Stigmen fast senkrecht ein kräftiger Muskelzug ab, zieht lateral gegen das Tegument hin und inseriert sich hier an der Stelle, wo dieses und Lunge verwachsen sind. Von hier aus läuft ein gleich starker Muskel gegen die Lungenspitze hin (Fig. A).

IV. Histologische Untersuchungen.

Was die eingehende Beschreibung des histologischen Baues der Spinnenlunge betrifft, möchte ich auf MacLEOD's Untersuchungen verweisen. Hier soll nur kurz ein allgemeiner Überblick gegeben werden. Bei den für die Arachniden charakteristischen Tracheen-

lungen führt das Stigma in einen gemeinsamen Luftraum, der durch zahlreiche, gleich den Blättern eines Buches, von der medialen Wand ausgehende Septen in zahlreiche, luftegefüllte Fächer geteilt wird. Die Zahl der Fächer schwankt nach BERTRAU bei den Araneen zwischen 4 und 5 (*Dictyna*) und 60 und 70 (*Epeira*); die größeren Arten besitzen nicht nur größere, sondern auch viel zahlreichere als die kleineren; die Zahl der Fächer vergrößert sich außerdem mit dem allgemeinen Wachstum des Körpers. Nach seiner Ansicht erfolgt das Wachstum des Lungensackes von der der äußeren Stigmenecke genäherten Spitze aus. Dies dürfte sehr unwahrscheinlich sein, wenn man bedenkt, daß die meisten Blutgefäße an der medialen Seite der Lunge liegen, diese Partie also am besten mit Blut versorgt ist und das Wachstum hier am günstigsten vor sich gehen kann. Zudem finde ich an der medialen Seite im Lungenorgan einen Komplex von Zellen mit randständigen Kernen, die ein kleines Lumen einschließen. Aus diesem Komplex entwickeln sich die Querpfeiler. Jedes der Septa besteht aus 2 Chitinlamellen, die einen mit Blut gefüllten Hohlraum zwischen sich einschließen, der von Querpfeilern durchsetzt wird. Nach MACLEOD würden diese Querpfeiler wahrscheinlich myoider Natur sein und ihre Funktion würde darin bestehen, durch ihre Kontraktion und Expansion eine Verengung bzw. Erweiterung der zwischen den Lamellen eingeschlossenen Bluträume und eine Vergrößerung bzw. Verkleinerung der Luftfächer herbeizuführen und so gleichzeitig für eine Ventilation der Lunge und für eine Fortbewegung des sie durchströmenden Blutes zu sorgen. Wie bereits erwähnt, schreibt ihnen BERTRAUX nach WINTERSTEIN nur letztere Funktion zu. Dagegen kann eingewendet werden, daß beide Funktionen in wechselseitiger Beziehung stehen müssen, daß also eine Verengung des Blutraumes im gleichen Verhältnis eine Erweiterung der Luftfächer bewirkt und umgekehrt. Man kann sich wohl vorstellen, daß die Querpfeiler in Ruhe den Gasaustausch innerhalb der Luftfächer erzeugen können, doch wenn größere Anforderungen, wie z. B. bei lebhaften Bewegungen, an das Organ gestellt werden, ist es unverständlich, daß die Kräfte der Querpfeiler allein die Durchlüftung der Lunge besorgen können. In diesem Falle müssen stärkere Kräfte eingreifen. Vielleicht könnten auch elastische Fasern dabei mitwirken.

Letztere in der Lunge nachzuweisen, ist mir nicht gelungen. Die Lungenlamellen wurden mit Kalilauge behandelt, ferner Schnitte mit Orcein-Wasserblau gefärbt; doch bei keinem Verfahren konnte

ich elastische Fasern feststellen. Soviel mir übrigens bekannt ist, finden sich diese Elemente bei Tieren, die mit Chitin ausgestattet sind, nicht. Sie sind stets durch Chitin ersetzt. So ist es wahrscheinlich auch bei der Spinnenlunge.

Muskelfasern dagegen hat bereits BÖRNER einige beschrieben, welche teils von der Bauchplatte des Genitalsegmentes, teils von der Hinterwand des gemeinsamen Luftraumes zu den Vorderenden der Lungenfächer hinziehen und als Erweiterungsmuskeln der Atmungsräume fungieren. Infolge der mangelhaften Beschreibung konnte ich diese Muskelfasern nicht feststellen. Nach dem Verlauf zu schließen, kommen nur die Thorax-Abdominalmuskeln in Frage. Doch haben diese sicher eine verengernde Wirkung auf den Atmungsraum. Ferner berichtet BERTKAU über zweierlei Muskeln, welche an der Außenseite der Hautvertiefung, in der der Luftsack liegt, und in der Mitte zwischen den beiden Stigmen sich befinden; er findet die Abwesenheit äußerlich auffallender Atembewegungen, welche in periodischen Stößen vor sich gingen, aus dem Bau der Atmungsorgane erklärlich, im Hinblick auf die Enge der Luftfächer; nichtsdestoweniger müssen die sehr kräftigen, an dem verbindenden Gange und an dem Rande der Körperhaut angebrachten Muskeln bei ihrer Zusammenziehung den Lungsack ausdehnen und zugleich eine Erweiterung der zu den Luftfächern führenden Spalten herbeiführen. Die ersteren, an der Außenseite des Lungsackes erwähnten Muskeln konnte ich auf meinen Schnitten nicht finden, wohl aber die zwischen den beiden Stigmen gelegenen, welche dem verbindenden Gange entlang laufen und sich an der Hinterwand des Lungsackes inserieren. Durch ihre Kontraktion wirken diese Muskelfasern jedoch auf den Lungenspalt sowohl, wie auf den Lungenraum verengernd.

Auch SCHIMKEWITSCH hat die von BERTKAU beschriebenen Muskeln nicht gefunden, dafür aber andere festgestellt: Zwei davon heften sich an den vorderen Rand des Stigmas an, der dritte befindet sich „pres de l'angle antéro-intérieur du poumon“; seiner Vermutung nach ist die Lunge bei der Inspiration offen und „l'air s'y introduit naturellement“, wonach durch die Muskeltätigkeit die vordere Wand der Lungenhöhle sich abhebt und zur hinteren Wand vorschiebt, um die Öffnungen der Lungen zu verschließen; dann wird durch die Tätigkeit der longitudinalen Abdominalmuskulatur und wahrscheinlich des erwähnten dritten Muskels die Lungenhöhle komprimiert und so Luft zwischen die Lungenblättchen eingepreßt. Die Expiration könnte durch die Retraktion der dorsoventralen Abdominal-

muskeln (bei geöffnetem Stigma) gefördert werden. Die beiden ersten Muskeln konnten nicht festgestellt werden. Der dritte Muskel dürfte identisch sein mit dem von mir bereits erwähnten, der von der äußeren Stigmenecke zur Lungenspitze verläuft. Die eben beschriebene Anschauung über den Atmungsvorgang ist somit kaum begründet.

Über das technische Verfahren bei meinen Untersuchungen sei kurz bemerkt: fixiert wurde mit Formol-Alkohol-Eisessig, eingebettet in Celloidin-Paraffin, gefärbt mit Hämatoxylin nach BÖHMER-HANSEN und Pikrinsäure, mit Hämatoxylin-Eosin, und mit Orcein-Wasserblau. Das ganze Organ wurde längs, quer und horizontal geschnitten.

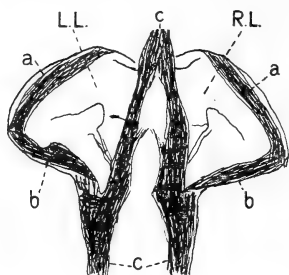


Fig. A.

Dorsale Fläche mit Muskeln.

- a* Muskel, der von der äußeren Stigmenecke zur Lungenspitze zieht.
- b* Muskel aus der hinteren Wand des Lungensackes.
- c* Thorax-Abdominalmuskulatur.
- R. L* rechte Lunge } von dem Muskeldreieck ein-
- L. L* linke Lunge } geschlossen.

Auf all den Schnitten finden wir die Bestätigung der bereits bei der Präparation beschriebenen Muskeln. Nach den Querschnitten muß der Verlauf des Muskels *a* (Fig. A) etwas korrigiert werden. Dieser Muskel zieht nämlich nicht so hart am Rande des Organs, sondern mehr diagonal über die Lunge hinweg und vereinigt sich mit den Hauptmuskeln des Genitalsegmentes.

Auf den Horizontalschnitten zeigt sich die Verbindung des Muskels *b* (Fig. A) mit der Thorax-Abdominalmuskulatur. Ferner finden wir an der äußeren Ecke des Stigmas kurze Muskelzüge, die von der hinteren Wand des Luftraumes zum Tegument ziehen und bei ihrer Kontraktion eine Erweiterung des Luftsackes bewirken. Dies sind die einzigen Muskeln, die erweiternd wirken. Alle anderen Muskeln wirken auf die Lungenhöhle komprimierend.

Es ist wohl die Frage sehr naheliegend, warum keine Erweiterungsmuskeln vorhanden sind? Diese Tatsache findet ihre Beantwortung, wenn wir zum Vergleich andere mit Muskeln versehene Organe betrachten. So gibt es z. B. an den Öffnungen der Insekentracheen allenthalben nur Schließmuskeln; Antagonisten fehlen. Die gleiche Erscheinung finden wir an den Augen der Spinnen. Am

Auge heften sich wohl Abduktorenmuskeln an, Antagonisten fehlen wiederum. Die Rückbewegung wird stets durch Elastizität des Chitins hervorgerufen, das wir bei all diesen Organen finden.

V. Wirkung der Muskeln auf die Atmung (schematisiert).

Durch die Kontraktion des Muskels *c*, welcher vom Thorax herüberzieht zum Abdomen und zwischen den Lungen median nach rückwärts verläuft, werden Lungenspitze und hinterer, innerer

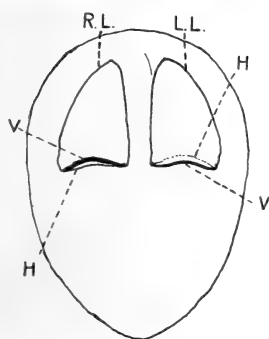
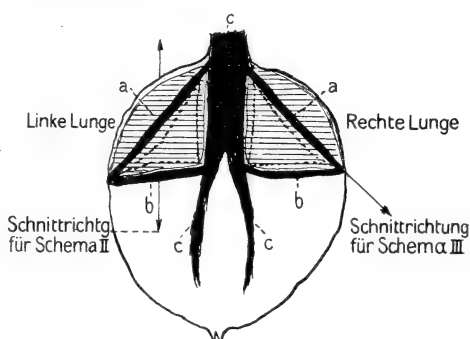
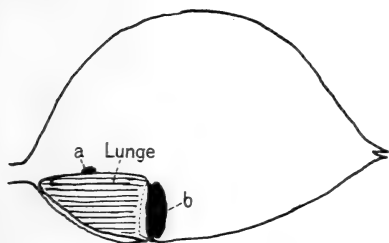


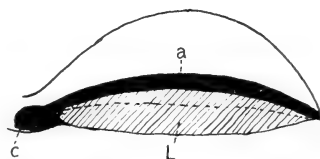
Fig. B.



Schema I.



Schema II.



Schema III.

Fig. B.

R. L rechte Lunge, Stigma offen. *L. L* linke Lunge, Stigma geschlossen. *V* Vorderlippe. *H* Hinterlippe. Schema I. Horizontalschnitt von oben. Wirkung der Muskeln auf das Organ bei ihrer Kontraktion. Schema II. Längsschnitt von der Seite. Wirkung des Muskels *b* auf die hintere Wand des Lungensackes und die Stigmenöffnung. Schema III. Schnitt durch Diagonalmuskel *a* und Lunge. *c* Thorax-Abdominalmuskulatur. *L* Lunge. Lungenraum nach Kontraktion des Muskels *a*.

Lungenwinkel einander genähert und die innere Wand des Lungensackes gegen die äußere geschoben (Fig. B Schema I). Kontrahiert sich Muskel *b*, der beim hinteren, inneren Winkel der Lunge aus dem Muskel *c* entspringt, der hinteren Wand des Luftraumes an-

liegend nach der äußeren Ecke zieht und sich hier an der Verwachungsstelle von Lunge und Tegument inseriert, so wird die hintere Wand des Lungensackes in den freien Luftraum gedrückt und dieser so verengt. Zum Schutze kann so auch die Stigmenöffnung verschlossen werden (Fig. B Schema II). Der 3., für die Atmung wichtigste Muskel *a* zweigt an der Lungenspitze von der Thorax-Abdominalmuskulatur ab, zieht diagonal über das Organ hinweg zum hinteren, äußeren Winkel und inseriert sich hier an der gleichen Stelle wie Muskel *b*. Durch seine Kontraktion drückt er den Lungensack gegen die äußere, starre Chitinplatte und preßt so die Luft aus den Lungenfächern (Fig. B Schema III). Verschluß des Stigmas geht folgendermaßen vor sich (Fig. B Schema I u. II): Da die Vorderlippe des Stigmas eine starre Chitinleiste ist, kann der Verschluß der Stigmaöffnung nur durch die Hinterlippe erfolgen, welche bereits bei offenem Stigma unter die Vorderlippe greift. Soll das Stigma geschlossen werden, so braucht die Hinterlippe nur gegen die Vorderlippe gepreßt zu werden und der Verschluß ist hergestellt. Diese Bewegung wird durch die Muskeln *b* und *c* (Fig. B, Schema I u. II) ausgelöst.

Zusammenfassung.

Bewegungen, die mit der Atmung zusammenhängen, wurden bisher nicht nachgewiesen. Für die Atmungsmechanik waren folgende, bereits in der Ausführung angeführten Anschauungen geltend:

1. Nach MACLEOD vollzieht sich die Ventilation der Lunge durch Kontraktion und Expansion der Querpfeiler.

2. BÖRNER, BERTKAU und SCHIMKEWITSCH führen die Atmung auf Muskeltätigkeit zurück. Die von ihnen beschriebenen Muskeln dienen alle der Inspiration.

Ich habe Schließ- und Öffnungsbewegungen an den Stigmen festgestellt und an den Öffnungen Luftströmung nachgewiesen. Die Expiration vollzieht sich durch Kontraktion des Muskels *a* (Fig. B Schema I) — *b* und *c* können sie unterstützen (Fig. B Schema I) —, die Inspiration durch die chitinöse, somit elastische Beschaffenheit der Lungenlamellen und der Querpfeiler.

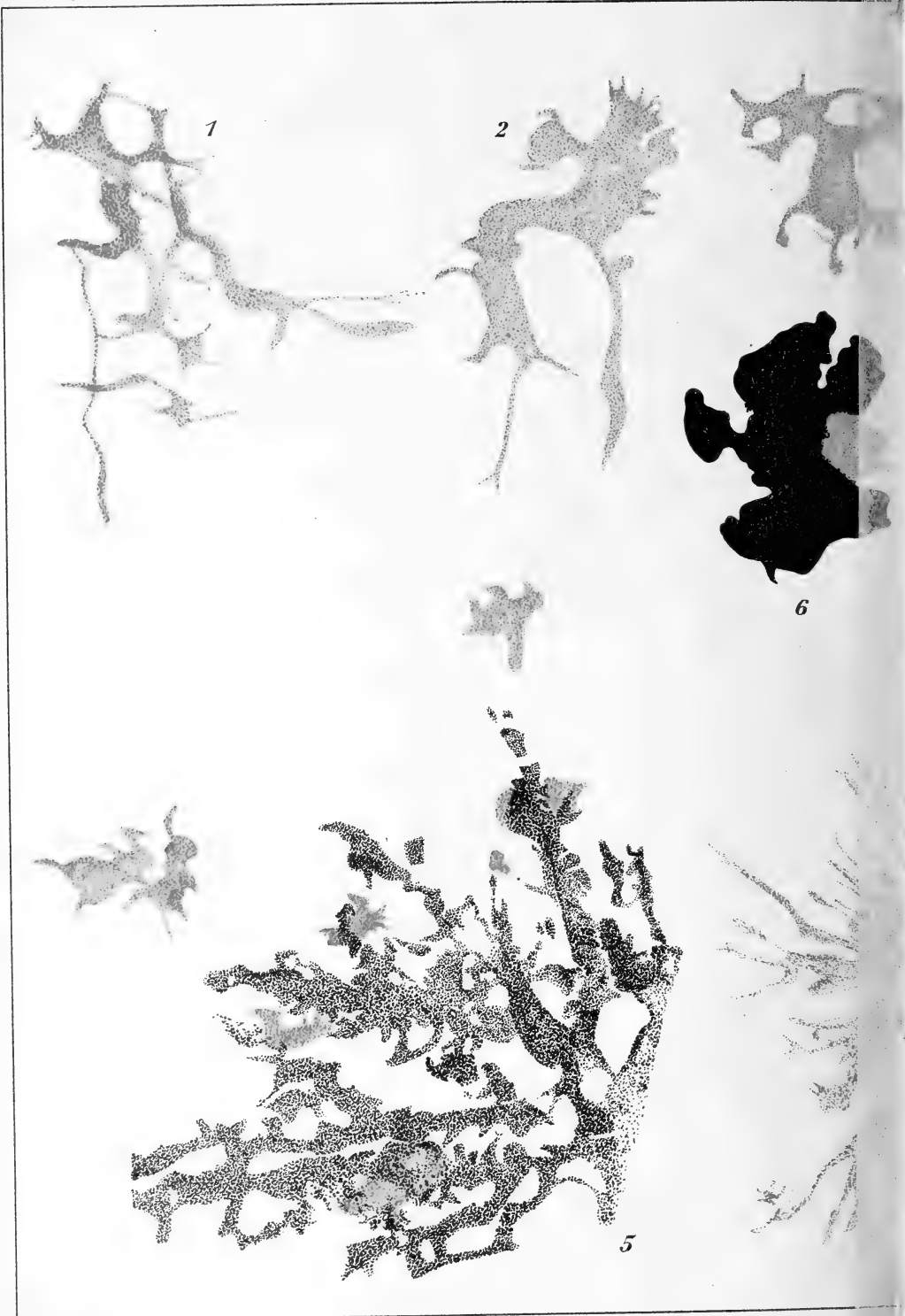
Literaturverzeichnis.

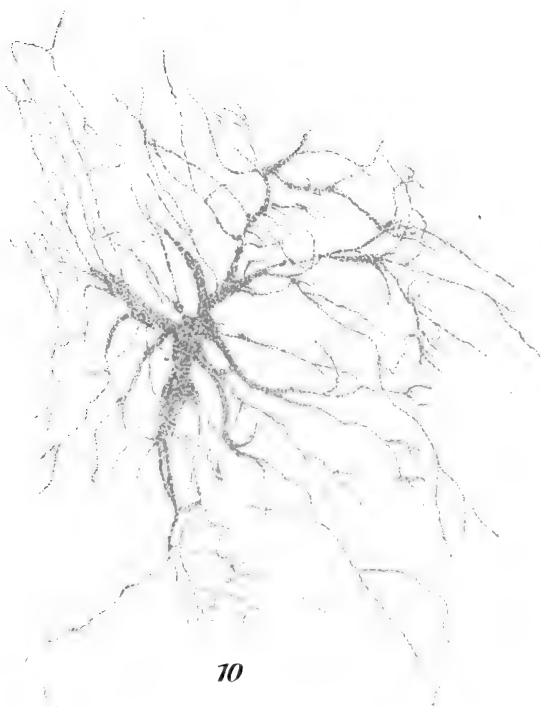
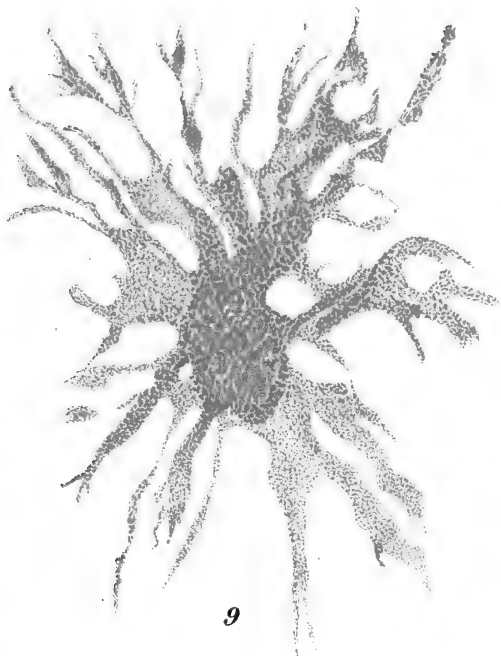
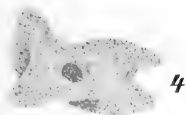
1. BERTKAU, P., 1872, Ueber die Respirationsorgane der Araneen, in: Arch. Naturg., Vol. 38.
2. BÖRNER, G., 1904, Beiträge zur Morphologie der Arthropoden. 1. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen, in: Zoologica, Heft 42, Vol. 17.
3. MACLEOD, J., 1884, Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides, in: Arch. Biol., Vol. 1.
4. PLATEAU, F., 1887, De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides, *ibid.*, Vol. 7.
5. WINTERSTEIN, H., 1913, Handbuch der vergleichenden Physiologie, Vol. 1, 2. Hälfte, Jena.

Betreffs der älteren Literatur verweise ich auf WINTERSTEIN.

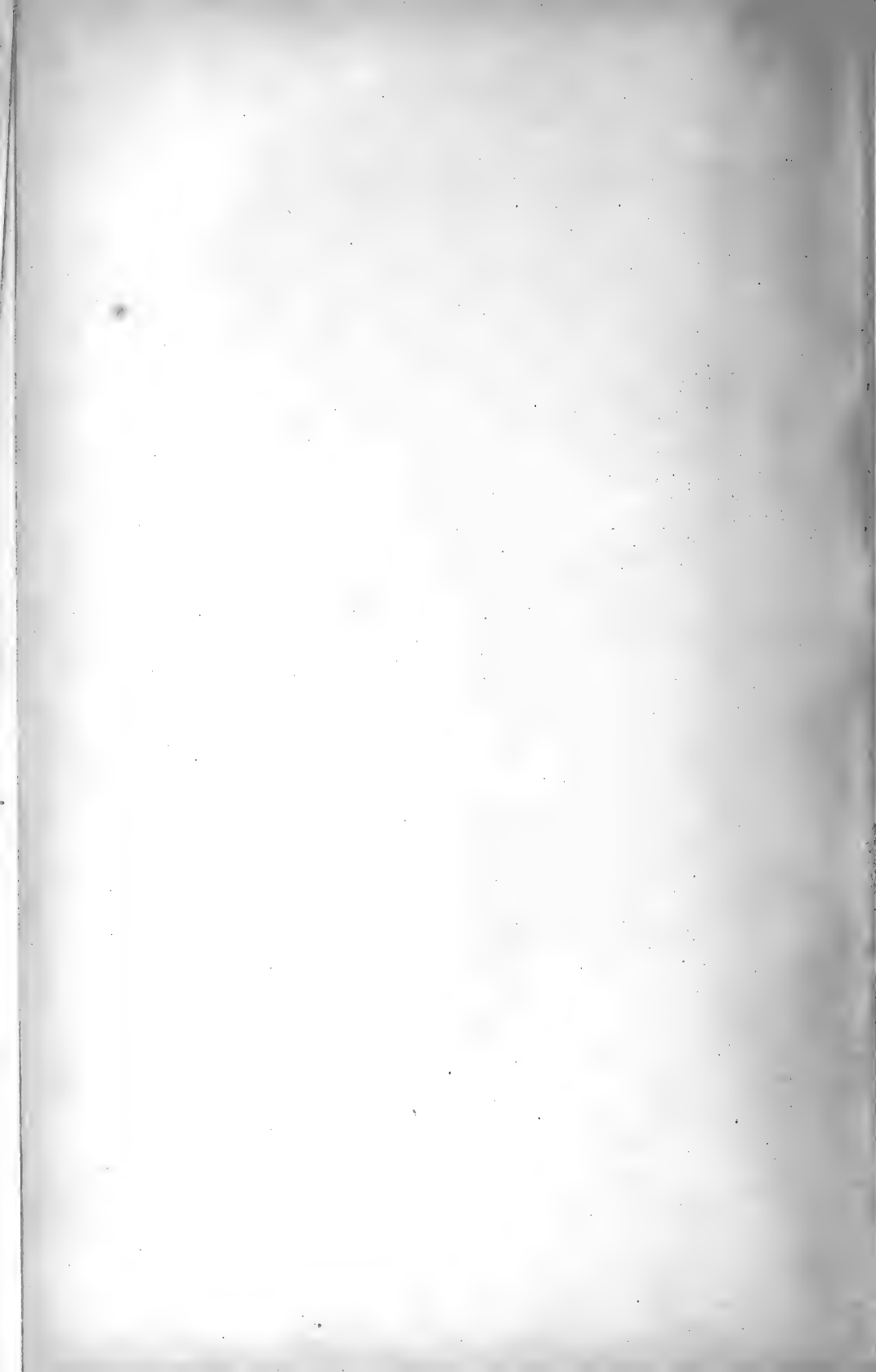
G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

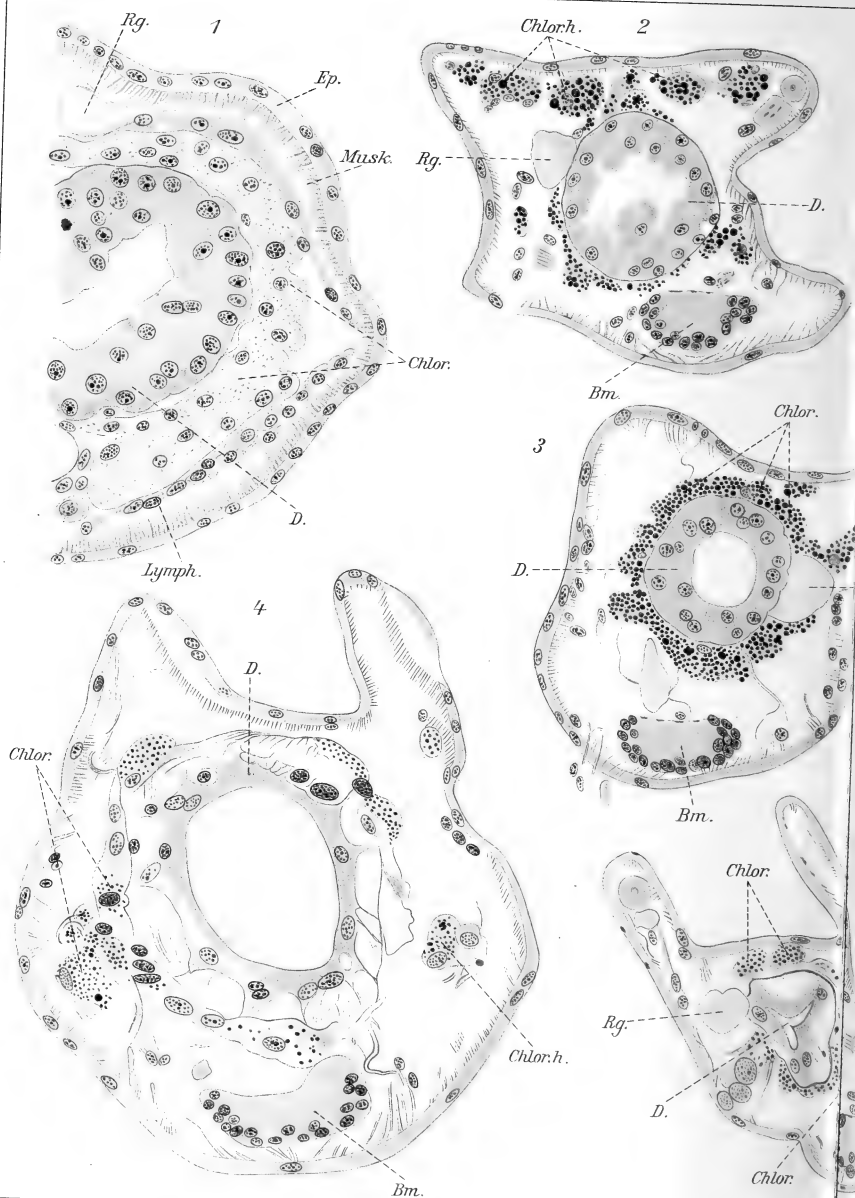






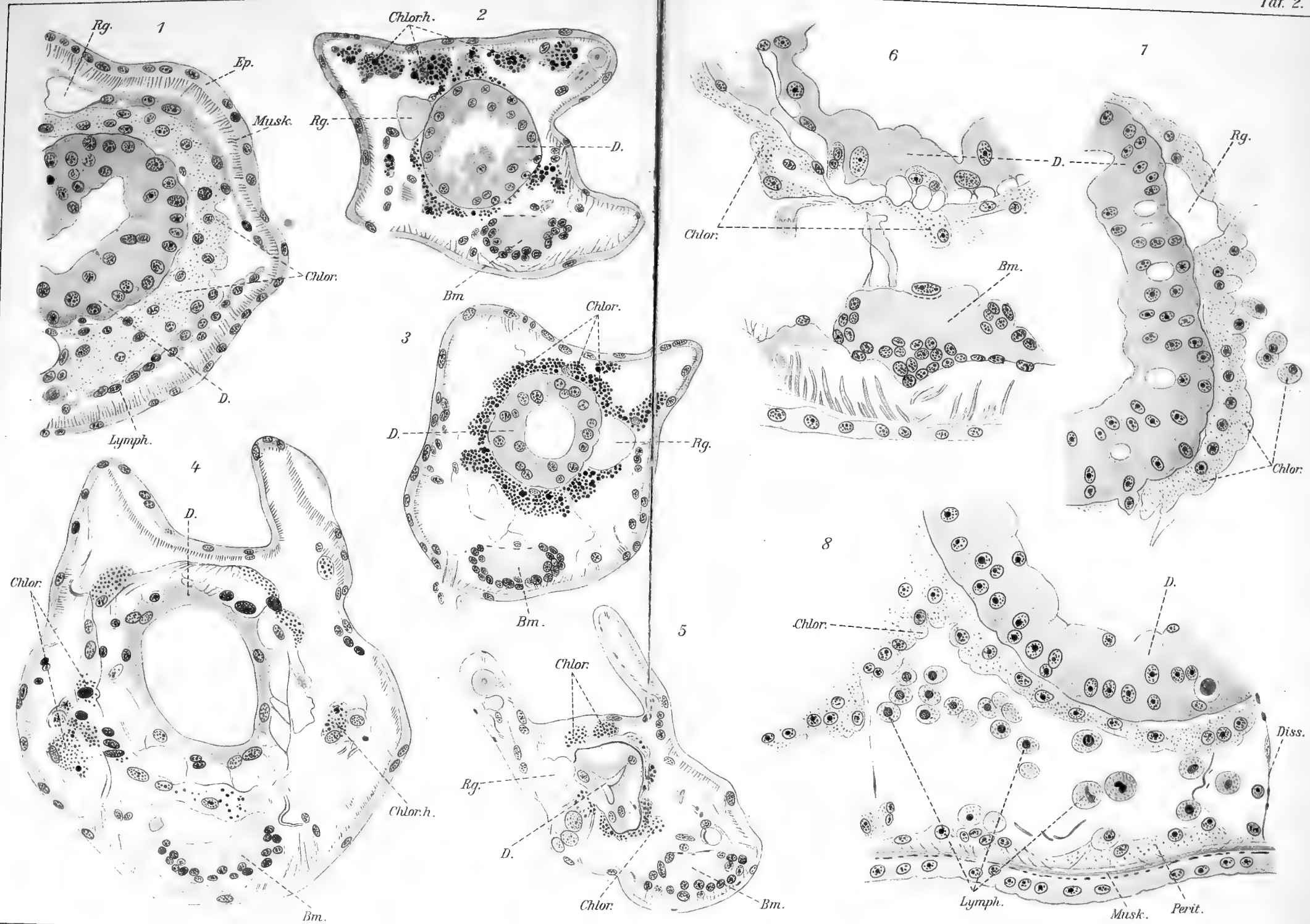














Der Preis für die angezeigten Bücher ergibt sich durch Vervielfältigung der hinter dem Titel stehenden Grundzahl (Gz) mit der vom Börsenverein der Deutschen Buchhändler festgesetzten Schlüsselszahl. — Die für hunderte Bücher sich ergebenden Preise sind nicht verbindlich. — Bei Lieferung nach dem Ausland erfolgt Berechnung in der Währung des betr. Landes.

Die Weberknechte der Erde

Systematische Bearbeitung
der bisher bekannten Opliones

Von

Dr. Carl-Friedrich Roewer

in Bremen

Mit 1212 Abbildungen im Text

V. 1116 S. gr. 8^o 1923 Gz 35.—

Bisher hat es an einer Bearbeitung dieser Tiere gefehlt. Es existierte weder ein neueres noch älteres Werk dieser Art und auch in keinem Sammelwerke der zoologischen Literatur finden sich eingehendere Beschreibungen über die Oplionen.

Der Verfasser obigen Werkes widmete sich seit 15 Jahren dem Studium der Weberknechte und ist zurzeit der einzige Spezialist dieser Gruppe nicht nur in Deutschland, sondern der Erde überhaupt. Im Laufe dieser Zeit hat er die verhältnismäßig wenigen schon bekannten Arten und eine Unmenge unbeschriebener und neuer Formen aus den Beständen einzelner Museen und aus Reiseausbeuten neu beschrieben bzw. die Zahl der bekannten Weberknechte beträchtlich vermehrt. Neben der Benutzung der bisher vorhandenen Literatur stand ihm das gesamte Oplionidenmaterial der Museen in Hamburg, Berlin, Frankfurt a. M., Lübeck, Wien, Budapest, Paris, Brüssel, Amsterdam, New York, Kalkutta u. a. m., sowie besonders auch das unbestimmte Material dieser Museen und des Britischen Museums in London zur Verfügung, ebenso umfangreiche Ausbeuten aus Südost-Asien, Australien, China, Japan, Nord- und Süd-Amerika, ganz Afrika und auch Europa (besonders Südost-Europa). Der bekannte Arachnologe E. Simon in Paris überließ ihm einen großen Teil seiner Typen und unbestimmtes Material: Cotypen, Doubletten und Privatausbeuten konnte er in großer Zahl erwerben und hat so eine einzigartige Sammlung zusammengetragen mit über 4600 Tieren von etwa 1400 Fundorten aus aller Welt, enthaltend etwa 630 Typen, darunter 360 Unica.

Füßend auf diesem Material seiner eigenen Sammlung und dem Material der oben genannten Museen etc. von über 5000 Fundorten mit über 25000 Exemplaren übergibt der Verfasser der Öffentlichkeit sein Werk, dessen Drucklegung in jetziger Zeit mit großen Schwierigkeiten verbunden war.

Entomologischer Anzeiger (Wien). 1923, Nr. 3: Ein dickleibiger Band, 1116 Seiten, repräsentiert dieses Werk wohl die hervorragendste Arbeit, die je auf dem Gebiete der Arachniden geschaffen wurde. Die von dem Autor in diesem Buche bearbeitete Gruppe der Spinnentiere war bisher ungemein vernachlässigt und nur hie und da wurden einzelne Gruppen und Faunengebiete mehr oder weniger umfangreich einer Bearbeitung unterzogen. Ganz im Argen stand es bisher mit der Systematik und es muß als ein ganz hervorragender Dienst des Autors bezeichnet werden,

daß mit dieser grundlegenden Arbeit die Gruppe der Opiliones, der systematische Aufbau und die Anordnung auf Grund morphologischer und vergleichender Gliederung der einzelnen Familien und Subfamilien, nunmehr festgelegt wurde.

Der besondere Vorzug des Werkes liegt darin, daß die ganze Arbeit nicht nur auf der üblichen Form zusammengetragener Literatur basiert, sondern daß unter Würdigung der gesamten bisher veröffentlichten Literatur die Bearbeitung an der Hand seiner eigenen, umfangreich angelegten Sammlung und eines enormen Materials erfolgte, das sich in den Museen Hamburg, Berlin, Frankfurt a. M., Lübeck, Wien, Budapest, London, Paris, Brüssel, Amsterdam, New York, Kalkutta u. a. m. angehäuft hatte und eine gründliche Bearbeitung und Revision erforderte. Insbesondere wurde das in diesen Museen befindliche untermminierte und revisionsbedürftige Material aus umfangreichen Ausbeuten aller fünf Erdteile gründlich bearbeitet und konnte eine Unmenge Neubeschreibungen vorgenommen werden, so daß zu den bisher bekannt gewordenen Weberknechten nunmehr eine stattliche Anzahl neuer Arten und Neubennungen hinzukommen.

Die Anordnung des Werkes zerfällt in eine „Allgemeine Übersicht über die äußere Morphologie“, die in die Systematik einführt und sie begründet, und dem umfangreichen „Systematischen Teil“, der von der Ordnung bis zur Unterart in dichotomen Schlüsseln alle bisher bekannten Opilioniden bringt. Die stattliche Anzahl von 1212 trefflich gelungenen Textfiguren werden zur Vollständigkeit anschaulich beitragen.

Dr. Roewers Arbeit kann als ein monumentales Werk deutschen Fleißes und deutscher Schaffensfreude bezeichnet werden, und kein Museum, kein zoologisches Institut, kein Forscher, der sich mit dem Studium der Arachniden befaßt, versäume es, dieses Prachtwerk anzuschaffen.

Weser-Zeitung. 19. März 1923: Dieses umfangreiche systematische Werk eines bremischen Gelehrten muß als ein bedeutsamer Beitrag zu der internationalen zoologischen Forschung gewertet werden. Nur unvollständig und beiläufig ist bislang über die Klasse der Spinnentiere, die man als Weberknechte, Afterspinnen oder Kanker bezeichnet, gearbeitet worden. Die vorliegende zusammenfassende Darstellung sämtlicher bis heute bekannter Formen der Weberknechte vervollständigt daher die Bestandsaufnahme der Gesamtfaua der Erde nicht unwesentlich. Die sorgfältig angelegten, ausführlichen Bestimmungstabellen machen das Werk zu einem unentbehrlichen Handbuch der zoologischen Praxis. Verfasser fußt in seiner Arbeit auf außerordentlich reichem Material, das zu einem großen Teil eigenen Sammlungen entstammt, zum anderen den Museen fast aller Länder entnommen ist. Die Ausstattung des Werkes ist sehr gediegen.

Dr. H. M.

Verzeichnis naturwissenschaftlicher Werke der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer in Jena.

II. Zoologie. 162 S. gr. 8° 1923

Inhalt: 1. Encyklopädie (Handwörterbuch d. Naturw.) 2. Gesamtwerke. Festschriften. Schriften und Verhandlungen gelehrter Gesellschaften. 3. Forschungsreisen. 4. Lehrbücher der Zoologie. Anleitungen zu prakt. Arbeiten. Wörterbücher. 5. Histologie (Zellen- und Gewebelehre). 6. Descriptive und vergleichende Anatomie. 7. Ontogenie (Entwicklungsgeschichte). 8. Allgemeine, vergleichende und experim. Physiologie. Tierpsychologie. 9. Oekologie / Chorologie (Lebensweise, Anpassung und Verbreitung der Tiere. Tier und Pflanze). Phylogenie und Deszendenztheorie (Abstammung und Vererbung). 11. Paläontologie. 12. Nomenclatur. / Systematik. 13. Praktische oder angewandte Zoologie. 14. Theoretische Zoologie. / Methodologie. — Anhang: 15. Geschichte der Biologie. Biographien. 16. Naturphilosophie. 17. Verschiedenes. 18. Jahresberichte. Zeitschriften. 19. Autorenverzeichnis.

Zusendung erfolgt kostenfrei durch jede Buchhandlung oder vom Verlag.
Man verlange Verzeichnis 31.



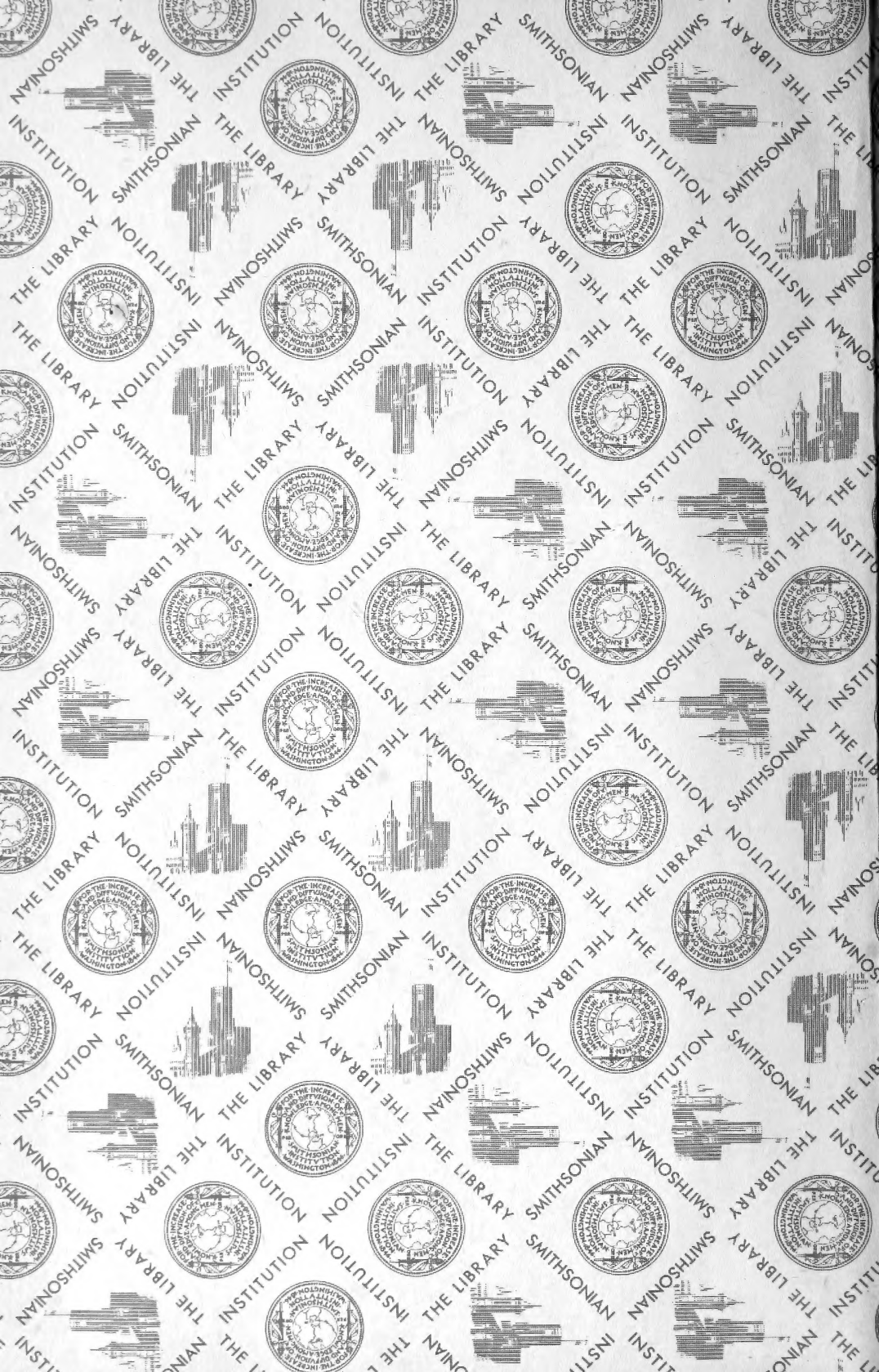


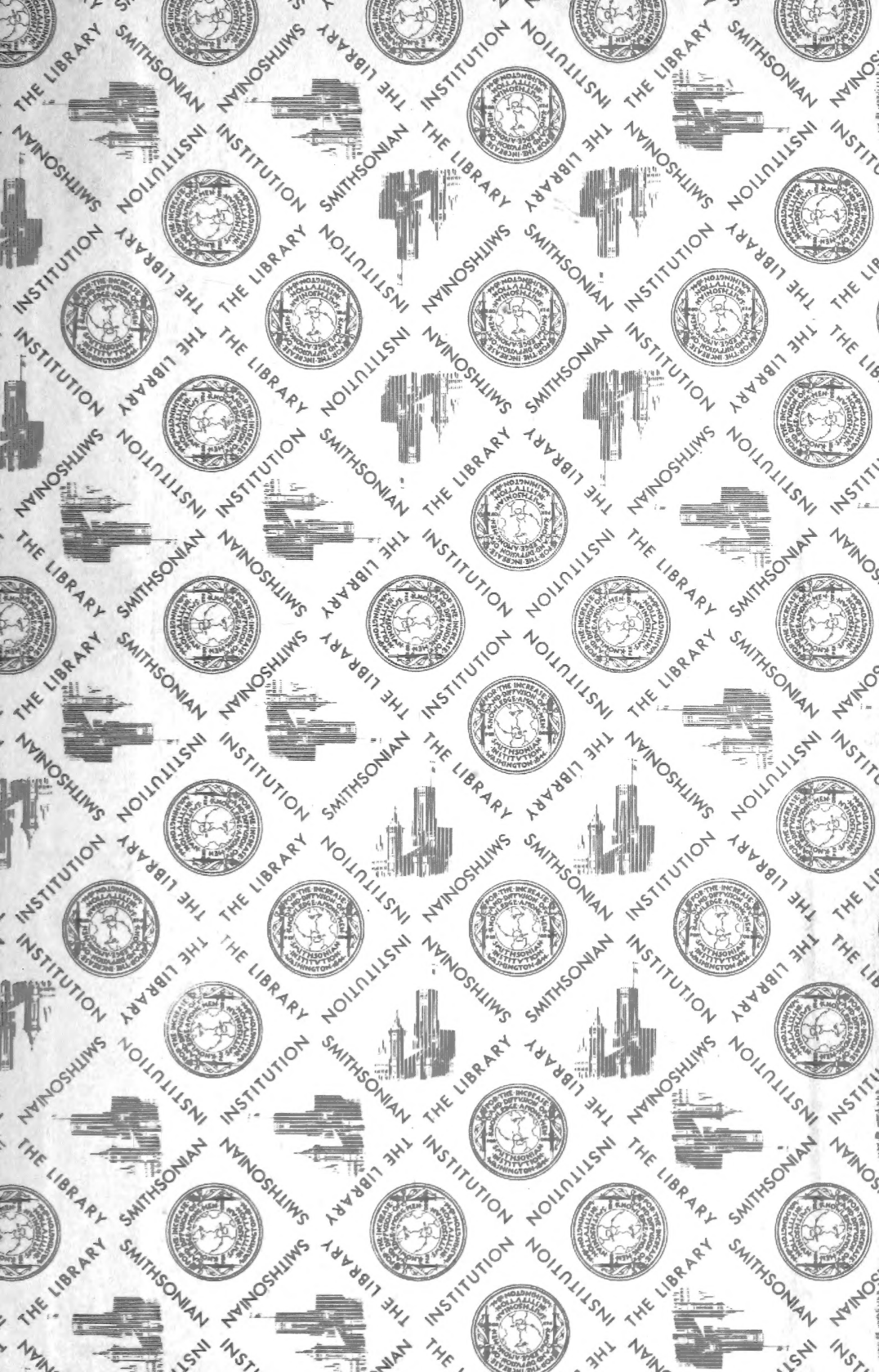












SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00805 1179